ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 88

12

ДЕКАБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

УДК 581.144

© Т. А. Горшкова, М. В. Агеева, В. В. Сальников, Н. В. Павленчева,
А. В. Снегирева, Т. Е. Чернова, С. Б. Чемикосова

# СТАДИИ ФОРМИРОВАНИЯ ЛУБЯНЫХ ВОЛОКОН *LINUM USITATISSIMUM* (*LINACEAE*)

T. A. GORSHKOVA, M. V. AGEEVA, V. V. SALNIKOV, N. V. PAVLENCHEVA, A. V. SNEGIREVA, T. E. CHERNOVA, S. B. CHEMIKOSOVA. STAGES OF BAST FIBER FORMATION IN *LINUM USITATISSIMUM* (*LINACEAE*)

Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН
420111 Казань, а/я 30
Факс (8432) 387577
E-mail: gorshkova@mail.knc.ru

Поступила 24.03.2003

Охарактеризованы стадии формирования лубяных волокон льна, принадлежащих к числу наиболее длинных растительных клеток: они достигают нескольких сантиметров в длину (при коэффициенте прозенхимности более 1000) и имеют клеточные стенки толщиной до 10 мкм. Лубяные волокна льна образуются из прокамбия и являются первичными флоэмными волокнами. В своем развитии эти клетки проходят следующие стадии: 1) инициация, 2) координированный рост, 3) интрузивный рост, 4) созревание (утолщение клеточной стенки и модификация ее состава и структуры), 5) старение. Охарактеризованы маркерные признаки отдельных стадий. Удлинение волокон происходит только в верхней части стебля, выше так называемой точки слома, легко идентифицируемой механически. Скорость удлинения индивидуальной клетки достигает 1—2 см в сутки. Число волокон в 1 растении составляет 15—20 тыс. Высокая интенсивность ростовых процессов, временнáя и пространственная разграниченность различных стадий развития, наличие охарактеризованных маркерных признаков отдельных стадий делают льняные лубяные волокна интересным объектом для изучения механизмов роста растительной клетки и их регуляции.

Ключевые слова: волокно, склеренхима, координированный рост, интрузивный рост, диффузный рост, многоядерная клетка, клеточная стенка, *Linum usitatissimum*.

Лубяные волокна льна принадлежат к числу наиболее длинных растительных клеток: они достигают нескольких сантиметров при коэффициенте прозенхимности (соотношение между длиной и шириной клетки) более 1000. Клеточная стенка зрелых волокон имеет толщину до 10 мкм, в то время как для большинства других растительных клеток эта величина обычно колеблется в пределах 0.1—1.0 мкм. Столь экстремальные характеристики делают льняное волокно интересным объектом для изучения роста растительных клеток и формирования клеточных стенок. Именно на примере льняных лубяных волокон в 20—40 годах прошлого века велись дискуссии о наличии перицикла в стеблях растений (Александров и др., 1932; Esau, 1943b), существовании скользящего роста растительных клеток (Schoch-Bodmer, Huber, 1945, 1951), характере формирования волокон склеренхимы (Aldaba, 1927; Anderson, 1927; Hock, 1942).

Вопросы, связанные с характером роста, развития и созревания элементарных волокон, важны и с практической точки зрения, поскольку скорость и период удлинения волокон, закономерности отложения вторичной клеточной стенки напрямую связаны с качеством технического волокна (Сизов, 1955).

## Терминология

Употребление термина «волокно» не отличается строгостью, что объясняется многоцелевым использованием и многовековым возделыванием волокнистых культур, в ходе которых сложилась специфическая терминология, проникающая и в научную литературу. В ботаническом понимании, волокно — индивидуальная клетка, являющаяся частью склеренхимы. Характерные признаки волокон: а) значительное превышение продольного размера над поперечным, б) утолщенные клеточные стенки, в) веретеновидная форма, часто с заостренными концами; г) механическая функция в качестве основной. Волокна различных культур отличаются по своему расположению, морфологии, составу и свойствам.

Технический термин «волокно» обычно употребляют в несколько ином смысле, подразумевая не отдельные клетки, а весь волокнистый тяж (пучок) или даже сложную смесь склеренхимных волокон с другими типами клеток; в этом случае индивидуальную клетку называют элементарным волокном. Более того, термин «волокно» применяют к клеткам, которые вообще не являются частью склеренхимы. Самый известный пример подобного недоразумения (с ботанической точки зрения) — хлопковое волокно, которое представляет собой трихому — вырост эпидермы, а значит, волокном не является.

Лубяные волокна льна — классический пример склеренхимных волокон. В растениях льна эти клетки расположены вдоль всего длинного (около 1 м) и тонкого (1—2 мм) стебля, придавая ему прочность и эластичность.

В дальнейшем изложении термин «волокно» используется в ботаническом понимании, т. е. как отдельная клетка.

## Подходы к характеристике стадий формирования

Изучение формирования льняных волокон затруднено тем, что эти клетки находятся в толще стебля. Их выделение без повреждения практически невозможно, особенно на ранних стадиях развития. С другой стороны, на более поздних стадиях формирования, когда волокна достигают характерной для них длины, невозможным становится получение картины всей клетки, поскольку она никогда не попадает целиком на продольный срез стебля. Однако существуют приемы, позволяющие достаточно четко установить характер и продолжительность отдельных стадий формирования волокон.

Анализ индивидуальных зрелых волокон, которые можно выделить, растеребив стебель, позволяет установить необычную длину клеток (рис. 1). На поперечном срезе зрелого стебля лубяные волокна отличаются большой толщиной клеточных стенок (рис. 2). Очевидно, что волокна проходят в своем развитии, как минимум, 3 стадии: инициации, удлинения клетки и утолщения клеточной стенки. Их изучение облегчается особенностями строения и развития растений льна.

Лен-долгунец — одностебельное растение 70—125 см высотой. Стебель однородный по длине, с часто расположенными сидячими листьями, число которых около 100, а угол расхождения 2/5 (Esau, 1943a). Склеренхимные волокна расположены по всей длине стебля. Зона роста стебля выявляется по уменьшенной длине междоузлия и составляет верхние 1.5—2.0 см. Преимуществом льна при изучении формирования склеренхимных волокон является наличие только первичных волокон (Александров и др., 1932; Esau, 1943b). Поскольку верхняя часть стебля содержит более молодые волокна, анализируя стебель сверху вниз, можно проследить последовательные этапы их развития (рис. 3, *А*). Этот подход широко используется и, безусловно, дает общие представления о ходе развития волокон. Однако четких характеристик в этом случае получить невозможно, поскольку сопоставляются волокна, формировавшиеся на разных этапах развития растений, различающихся, например, гормональным балансом, обеспеченностью субстратами и т. д. Тем более неудачным является часто используемое сопоставление волокон из средней части стебля на

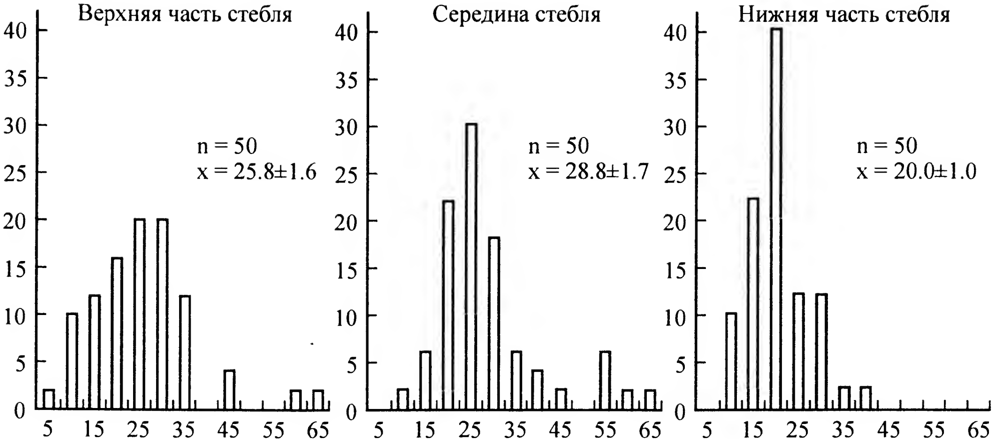


Рис. 1. Распределение по длине зрелых волокон, выделенных из различных частей стебля (волокнистую часть стебля делили по высоте на 3 равные части).

По оси абсцисс — длина клетки, мм; по оси ординат — частота, %, n — число повторностей, x — среднее значение длины.

разных этапах развития растений, которое сложно оправдать с биологической точки зрения.

Более четким является подход, основанный на: а) наличии в стебле только первичных волокон, б) верхушечном росте растений, в) отсутствии ветвлений стебля. Он заключается в анализе волокон на одной и той же высоте стебля в ходе онтогенеза растения (рис. 3, *Б*). В этом случае сопоставляются волокна, имеющие одинаковую преды-

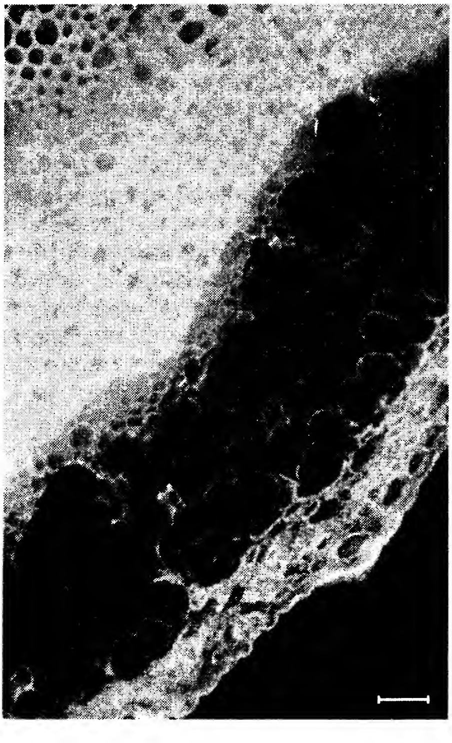


Рис. 2. Поперечный срез зрелого стебля льна.

Масштабная линейка — 25 мкм.

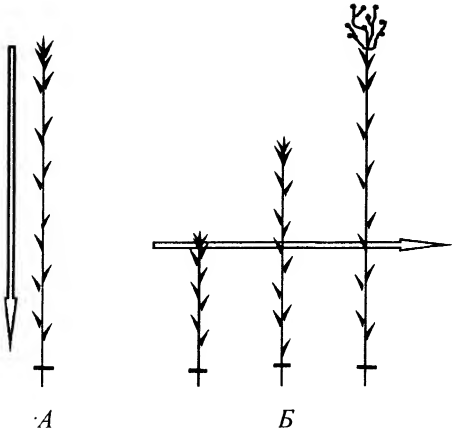


Рис. 3. Возможные подходы к анализу последовательных стадий развития лубяных волокон льна.
*А* — сверху вниз в отдельном стебле, *Б* — на одинаковой высоте стебля в ходе развития растений.

сторию. Именно этот подход позволяет установить продолжительность отдельных стадий и их локализацию в стебле.

Дополнительным преимуществом растений льна для изучения формирования склеренхимных волокон является наличие морфологического индикатора перехода от одной стадии развития к другой. В период быстрого роста на стебле льна легко идентифицируется область, где резко изменяются его механические свойства. Выше этой точки, получившей название «точки слома», стебель легко ломается, в то время как ниже нее для этого требуется значительное усилие (Gorshkova et al., 1996; Salnikov et al., 1998). По мере роста растений точка слома перемещается вверх по стеблю. Расстояние от апекса до точки слома обычно составляет 5—7 см. В фазу бутонизации точка слома постепенно исчезает.

Классическим приемом изучения динамики удлинения и утолщения клеток является анатомический анализ стебля. При этом продольные срезы позволяют характеризовать длину волокон только на ранних стадиях развития. Однако еще T. Tammes (1907, цит. по: Anderson, 1927 : 197) отмечала, что динамику удлинения можно анализировать и на поперечных срезах, поскольку интрузивный рост (см. ниже) должен приводить к увеличению на них числа волокон. Для облегчения идентификации волокон удобно использовать красители типа cellufluor, позволяющие выявить клетки с интенсивным формированием полисахаридов клеточных стенок. Это особенно актуально на ранних стадиях развития волокон, когда их клеточная стенка имеет толщину, сопоставимую со стенками клеток окружающих тканей (Gorshkova et al., 1996).

## Морфология льняного волокна

Льняные волокна относятся к экстраксилярным волокнам. Они расположены в толще стебля, вдоль всей его длины и, являясь частью флоэмы, входят в состав луба (Esau 1943b). Лубяные волокна расположены не сплошным кольцом, а разделены радиальными прослойками паренхимы на отдельные пучки. Число волокон в пучке на поперечном срезе 10—30; количество пучков на срезе 20—40. Таким образом, число волокон на поперечном срезе стебля обычно составляет 600—700, причем в нижней части стебля оно примерно на 20 % меньше, чем в средней части. Волокна в пучке сдвинуты по длине относительно друг друга, в результате чего пучок оказывается как бы непрерывным по всей длине стебля.

Длина волокон варьирует, по сообщениям различных авторов (Fahn, 1990; McDoughall et al., 1993) от нескольких миллиметров до 10 см. Для статистической оценки длины зрелых волокон их пучок («чесаное волокно») разделяли под бинокуляром на отдельные клетки, а затем при большем увеличении подтверждали целостность (по наличию обоих концов) и индивидуальность (отсутствие соединений с другими клетками) полученных волокон. Средняя длина волокна колеблется около 25 мм, однако не являются редкостью и волокна в 2—3 раза длиннее (рис. 1). Нижняя треть стебля характеризуется меньшей длиной волокон. Гипокотили, которые иногда используются для изучения формирования льняных лубяных волокон (Andeme-Onzighi et al., 2000), являются переходной зоной между корнем и стеблем, с анатомией, нехарактерной для основной части стебля (Crooks, 1933; Fahn, 1990).

Диаметр клетки в средней ее части 20—25 мкм, в кончике 4—6 мкм. Толщина клеточной стенки максимальна на высоте стебля примерно 15—20 см от его основания (Hock, 1942), т. е. в участке, сформированном в начале периода быстрого роста растений. Число волокон в индивидуальном растении оценить непросто. Порядок величин можно рассчитать, сопоставляя общий объем волокнистых пучков, выделяемых из индивидуального растения, и средний объем отдельной клетки. Причем необходимыми данными при этом являются лишь длина волокнистой части стебля, число волокон на поперечном срезе и длина индивидуального волокна. Если принять, что длина стебля (без «метелки») 70 см, число волокон на поперечном срезе 600, а средняя длина одной клетки 25 мм, то число волокон в одном стебле составляет 16800. Таким образом, учитывая разброс этих показателей в зависимости от сорта и условий выращивания, можно считать, что стебель льна содержит 15—20 тыс. волокон.

Число лубяных волокон на поперечном срезе стебля составляет 6—7 % от общего числа клеток. При этом масса лубяных волокон достигает 30 % от массы стебля, поскольку остальные клетки имеют значительно более тонкие клеточные стенки.

Льняные лубяные волокна являются многоядерными клетками, число ядер в каждом из них может достигать нескольких десятков.

## Инициация

Как отмечал Anderson (1927), первые исследователи формирования волокон считали, что эти клетки образуются путем слияния ряда паренхимных клеток и растворения перегородок между ними. Одним из свидетельств в пользу такой точки зрения считалась многоядерность волокон. В дальнейшем было показано, что волокна льна по происхождению являются первичными волокнами, образующимися в конусе нарастания стебля из прокамбия (Esau, 1943b).

Существовали две теории происхождения лубяных волокон льна. Согласно первой, твердый луб и коровая паренхима возникают из перицикла (Александров и др., 1932), одной из меристематических тканей растения, которая по происхождению связана с прокамбием, в осевых органах составляет его наружный слой и служит наружной границей центрального цилиндра.

Эта концепция была подвергнута критике в работах K. Esau (1942, 1943b), которая провела детальное гистологическое исследование апикальной части стебля льна и не обнаружила слоя клеток, который мог быть идентифицирован как перицикл. Согласно ее теории, лубяные волокна льна образуются из прокамбия и являются элементами протофлоэмы. В ходе развития ситовидные трубки и клетки-спутники первичной флоэмы разрушаются, а клетки волокна становятся шире и длиннее. Когда следы проводящих элементов исчезают, остатки протофлоэмы представляют собой однородную ткань, состоящую из одного типа клеток — молодых волокон. Вторичная флоэма образуется камбием, который начинает функционировать примерно в 2 см от апекса побега (Esau, 1943b). Вторичные флоэмные волокна у льна практически не встречаются (Esau, 1943b).

Инициация лубяных волокон скоординирована с закладкой других тканей и органов, включая ксилему и листовые примордии. Листовой след состоит из 3 отдельных сосудисто-волокнистых пучков (Александров и др., 1932; Александров, Яковлев, 1934). На продольных срезах молодые волокна можно надежно идентифицировать на расстоянии 0.3—0.5 мм от апекса на уровне 4—5 примордия (Schoch-Bodmer, Huber, 1945). Характерными признаками при идентификации являются локализация клеток в стебле, длина клетки, ее многоядерность и «осветленность» (по сравнению с другими тканями) из-за наличия большой вакуоли.

## Координированный рост

В начале своего развития волокна, находящиеся в апикальной области стебля (верхние несколько миллиметров), растут скоординированно со всеми окружающими тканями. Такой тип роста называется координированным (или симпластическим). Межклеточные контакты при этом не нарушаются и волокна связаны плазмодесмами с соседними клетками. На стадии координированного роста волокна становятся длиннее, чем клетки окружающих тканей, за счет более раннего прекращения делений. Характерными чертами волокон, находящихся на этой стадии роста, являются вытянутая прямоугольная форма и тупые (закругленные) концы. Уже в этот период волокна становятся многоядерными, при этом ядра делятся синхронно. Волокна не септированы, никаких следов закладки клеточных перегородок в ходе деления ядер не наблюдается. Таким образом, существует четкий разрыв между кариокинезом и цитокинезом, который нечасто наблюдается в растительных клетках.

Льняные лубяные волокна содержат собственные хлоропласты. На ранних стадиях развития волокна их структура развита слабо и свидетельствует об отсутствии интенсивного фотосинтеза. В этот период волокно имеет плазмодесмы, и субстраты для его развития могут поступать по симпласту.

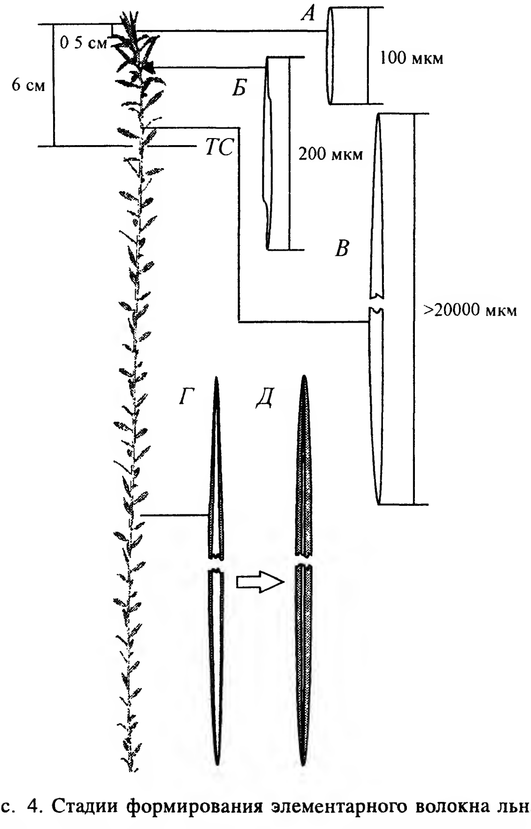


Рис. 4. Стадии формирования элементарного волокна льна.

*А* — стадия координированного роста волокна; *Б, В* — стадии интрузивного роста; *Г, Д* — стадии утолщения клеточной оболочки. *ТС* — точка слома.

Методом иммуноокрашивания тубулина (белка, из которого состоят микротрубочки) показано, что в волокнах на этой стадии роста микротрубочки имеют поперечную ориентацию, которая характерна для удлиняющихся клеток, растущих всей поверхностью (Ageeva et al., 2001). На стадии координированного роста клетки лубяных волокон не достигают большой длины (100—200 мкм) и имеют диаметр 4—7 мкм (рис. 4).

## Интрузивный рост

В дальнейшем волокна растут, опережая рост клеток сопредельных тканей. Такой тип роста называется интрузивным. Наличие интрузивного роста лубяных волокон долго оспаривалось. Казалось бы, их длина в 6—7 см при длине зоны роста стебля в 1.5—2.0 см является веским аргументом в пользу его необходимости. Однако существовала вполне логичная идея, что волокно становится столь длинным, благодаря симпластическому удлинению его верхнего конца при продолжающемся росте растения (Tammes, 1907; Aldaba, 1927). Справедливость этой гипотезы означала бы (во всяком случае, для первичных волокон), что все 600—700 волокон, наблюдаемые на поперечном срезе сформированного стебля льна, образовались одновременно. Анализ закладки волокон показал, что на поперечном срезе в верхней части стебля число волокон многократно меньше, а значит, существует стадия их интрузивного удлинения.

Дополнительные доказательства существования интрузивного роста появились при дальнейшем изучении морфологии клетки. Было обнаружено, что на расстоянии около 500 мкм от апекса волокно существенно видоизменяется. С обоих концов клетки появляются удлиненные выросты, которые часто формируют характерное «колено» (рис. 4). В дальнейшем этот изгиб распрямляется. Наряду с удлинением волокна увеличиваются в диаметре до 15—20 мкм. Интрузивное удлинение волокон инициируется раньше, чем заканчивается координированный рост всех окружающих тканей.

Ряд аргументов свидетельствует, что волокна растут всей поверхностью (так называемый поверхностный, или диффузный рост), а не кончиками, как считалось ранее. В клетках с концевым ростом (корневые волоски, пыльцевые трубки и т. д.) микротрубочки в базовой части расположены продольно, в апикальной — беспорядочно или поперечно. Визуализация микротрубочек при интрузивном росте обнаруживает спиральную ориентацию в средней части волокна и поперечную в кончиках (Ageeva et al., 2001). Этот факт может быть связан с различной скоростью роста волокна в этих зонах или с тем, что концы растут только в длину, а средняя часть еще и в ширину. Авторадиография волокон, выделенных из участка стебля выше точки слома, после фотосинтеза растений с $^{14}CO_2$ выявила равномерное включение метки по длине клетки (Gorshkova et al., 2003).

Ядра на стадии интрузивного роста делятся асинхронно, что приводит к образованию в волокне неопределенного числа ядер, отличающегося от величины $2^n$.

В ходе диффузного роста неизбежно нарушаются контакты между клетками и разрушаются плазмодесмы. Структура хлоропластов, содержащихся в волокнах, приобретает на этой стадии черты, характерные для активно фотосинтезирующих органелл. Их число в клетке достигает нескольких десятков. Граны содержат до 15 тилакоидов, строма прозрачная или плотная, присутствуют пластидные рибосомы и пластоглобулы.

В ходе удлинения объем волокна увеличивается в несколько тысяч раз. В основном это происходит за счет роста вакуоли. Объем цитоплазмы, по-видимому, существенно не изменяется, и в удлинившейся клетке она располагается в виде тонкого пристенного слоя. Таким образом, для увеличения размеров волокна необходимы: а) биосинтетические процессы, ведущие к образованию клеточной стенки, плазмалеммы и тонопласта; б) растяжимость клеточной стенки; в) наличие воды для заполнения растущей вакуоли.

Механизм продвижения растущих волокон между соседними клетками серьезно не изучался. В пучках волокон отсутствуют межклетники, рост осуществляется путем разделения срединных пластинок, встречающихся на пути клеток (Schoch-Bodmer, Huber, 1945). Неясно, определяется ли он только механическим давлением или сопровождается выделением ферментов, способных гидролизовать компоненты срединных пластинок и облегчить скользящий рост волокон. Толщина клеточных стенок в удлиняющихся волокнах составляет 0.2—0.4 мкм.

Неоднородность длины различных волокон (рис. 1) формируется именно на стадии интрузивного роста. Интрузивный рост осуществляется с различной скоростью у клеток, находящихся в пучке на одном уровне стебля. Отчасти это может быть следствием неодновременности их образования прокамбием. С другой стороны, различные волокна могут испытывать неодинаковое механическое сопротивление окружающих тканей. Практически ничего неизвестно о стимулах, инициирующих интрузивный рост. Неясно, каким образом эти стимулы передаются, что обеспечивает компетентность волокон к их восприятию и отсутствие ее у других клеток.

## Утолщение клеточных стенок и созревание волокон

Клеточная стенка зрелого льняного волокна имеет толщину до 10 мкм и занимает до 90 % поперечного среза клетки (см. рис. 2).

Формирование вторичной клеточной стенки в некоторых волокнах начинается уже выше точки слома, охватывая, в первую очередь волокна, расположенные в наружной части пучка. Считается, что формирование вторичной клеточной стенки происходит неравномерно по длине волокна, начиная с его средней части (Esau, 1943b).

На электронно-микроскопических фотографиях видно, что вторичная клеточная стенка в начале своего формирования имеет характерную «полосатую» структуру, где темные полосы чередуются со светлыми участками. Позднее вторичная клеточная стенка выглядит двухслойной: в наружной части возникает светлый слой, имеющий в отличие от «полосатого» внутреннего тонкофибриллярную структуру (Сальников и др., 1993; Труханoвец и др., 2001). Именно возникновение такого слоя вторичной клеточной стенки и определяет изменение механических свойств стебля в точке слома. Сопутствующим биохимическим изменением является синтез тканеспецифичного высокомолекулярного галактана (Gorshkova et al., 1996), появляющегося на этой стадии в клеточных стенках волокон. По мере созревания волокна внутренний слой постепенно уменьшается и в зрелом волокне он исчезает. Такое изменение структуры вторичной клеточной стенки может быть связано с постсинтетическими изменениями составляющих ее полимеров, характера связей между ними, степени гидратации, приводящими к уплотнению клеточной стенки в процессе созревания волокна.

Интересно, что на стадии утолщения клеточной стенки кортикальные микротрубочки всегда расположены в виде очень высокой спирали, т. е. практически вдоль клетки (Ageeva et al., 2001), подтверждая идею о том, что во вторичной клеточной стенке льняных лубяных волокон микрофибриллы целлюлозы в слое S2, занимающим объем клеточной стенки, расположены продольно (Roland et al., 1995). Ранее считалось, что ориентация микрофибрилл резко отличается от продольной (Hock, 1942).

Если во время своего роста волокна увеличиваются и в толщину, то с началом образования вторичной клеточной стенки увеличение диаметра волокна незначительно. Утолщение клеточной стенки неизбежно приводит к сокращению объема протопласта.

На этой стадии развития волокон мы не наблюдали деления ядер. Ядра имеют удлиненную форму, их число в волокне достигает двух—трех десятков. Располагаются они беспорядочно: по 1 или по 2—3.

В период быстрого роста растений в хлоропластах утолщающихся волокон наблюдаются крупные крахмальные зерна, которые на стадии зеленой спелости иногда занимают весь объем хлоропласта. Судя по развитой структуре хлоропластов, они являются фотосинтезирующими и могут вносить вклад в обеспечение субстратами процессов утолщения стенок волокон.

На стадии созревания почти весь просвет клетки заполняется клеточной оболочкой. При этом уменьшение объема протопласта происходит частично за счет постепенной деградации цитоплазмы, но в основном благодаря уменьшению величины центральной вакуоли. Излишек мембран, образующийся в результате этого процесса, а также продолжающегося экзоцитоза пузырьков Гольджи, скапливается в периплазматическом пространстве в виде пузырьков и трубочек. Извилистый контур плазмалеммы и наличие мембранных структур в периплазме являются характерной особенностью ультраструктуры волокон льна (Сальников и др., 1993). Излишки тонопласта могут накапливаться внутри вакуоли.

В период утолщения клеточной стенки цитоплазма по длине волокна распределена неравномерно. В одних участках она имеет вид узкого слоя между стенкой и центральной вакуолью, которая занимает основную часть полости клетки. В других участках, в том числе в кончиках, цитоплазма образует скопления, содержащие многочисленные органеллы, и центральная вакуоль отсутствует: характерной чертой является пролиферация структур апаарата Гольджи, аккумуляция везикул в кортикальной части цитоплазмы (Васильев, 1980; Сальников и др., 1993).

## Старение волокон

Протопласт в волокне сохраняется вплоть до стадии полной спелости. Однако в нем присутствуют признаки деградации (Сальников и др., 1993). На фазе зеленой спелости, когда продолжается интенсивное формирование клеточной стенки, в цитоплазме наблюдаются цитосегресомы, автолитические вакуоли с разнородным содержимым, мультивезикулярные тела. В большом количестве встречаются крупные липидные капли различной электронной плотности. Они иногда образуют скопления, вдающиеся в вакуоль.

Эти признаки могут указывать на начинающийся процесс старения и отмирания волокна. С другой стороны, такая утилизация мембран может являться процессом, отражающим нормальную жизнедеятельность клетки, вынужденной избавляться от излишков мембран, образующихся в результате интенсивной секреции полисахаридов клеточной стенки и сокращения объема цитоплазмы и вакуоли.

Позднее (желтая спелость) наряду с вышеописанными процессами местами происходят разрыв тонопласта, сильная вакуолизация и просветление цитоплазмы. Внутри центральной вакуоли видны окруженные мембраной образования с неопределенным содержимым. Наряду с этим ядро и митохондрии мало отличаются по структуре от таковых на ранних стадиях развития волокна. Митохондрии остаются активными вплоть до полной спелости. Снижается активность аппарата Гольджи, деградирует тилакоидная система хлоропластов, в них до самых поздних стадий видны крупные крахмальные гранулы. Процесс отмирания идет очень медленно.

## Продолжительность различных стадий

Статистическая оценка числа волокон на поперечных срезах в ходе развития растений дала возможность установить, что удлинение всех волокон завершается выше точки слома. Ниже нее происходят только утолщение клеточной оболочки и ее модификация, приводящая к созреванию волокна.

Зная, что скорость роста растений в период быстрого увеличения стебля составляет несколько сантиметров в день, можно рассчитать продолжительность различных стадий формирования лубяного волокна. Координированный рост занимает несколько часов, интрузивный рост — около двух дней. Таким образом, скорость роста индивидуальной клетки составляет 1—2 см в день. Утолщение и созревание клеточной оболочки продолжаются до окончания вегетации, т. е. почти 2 месяца (см. таблицу). Сложнее всего установить продолжительность стадии старения, начало которой труд-

Характеристика различных стадий формирования льняного лубяного волокна (курсивом выделены маркерные признаки отдельных стадий)

| Стадия / Параметр | Координированный рост | Интрузивный рост | Созревание |
|---|---|---|---|
| Положение на стебле | 0.5 см от апекса | Выше точки слома | Ниже точки слома |
| Продолжительность | Менее суток | 2—3 сут | До 2 мес |
| Форма клетки | Вытянутая с тупыми концами | Вытянутая с заостренными концами | Веретеновидная |
| Длина клетки | 100—200 мкм | 0.2—<6 см | 0.2—<6 см |
| Ширина клетки | 4—7 мкм | 7—20 мкм | 7—20 мкм |
| Деление ядер | Синхронное | Асинхронное | Отсутствует |
| Расположение микротрубочек | Поперечное | Поперечное или спиральное | Продольное |
| Ориентация актиновых филаментов | Продольная | Продольная | Не анализировали |
| Присутствие растворимого галактана | Нет | Нет | Во внутреннем слое вторичной клеточной стенки |

но отделить от других процессов жизнедеятельности. Хотя основная масса волокна формируется на стадии утолщения клеточной стенки, скорость процесса образования компонентов клеточной стенки высока и в период удлинения.

## Значение периода быстрого роста растений для формирования волокон

Ключевой для формирования лубяных волокон стадией в развитии растений льна является период быстрого роста, когда прирост стебля в высоту достигает 2—4 см в сут. В это время в растущем стебле льна можно найти волокна, находящиеся на всех основных стадиях формирования (рис. 4). Продолжительность периода быстрого роста составляет 18—25 дней. В это время происходит реализация потенциальных возможностей роста льна.

В период быстрого роста дифференцируется основное количество лубяных волокон, происходит их удлинение до окончательных размеров. В дальнейшем масса волокна увеличивается только за счет утолщения клеточных стенок. Поэтому все характеристики качества урожая, которые зависят от количества волокон и их длины, определяются уже на стадии быстрого роста и в дальнейшем не могут быть изменены. На более поздних стадиях развития апикальная меристема побега перестраивается на формирование соцветий, точка слома исчезает, в волокнах происходят лишь процессы утолщения клеточных стенок и созревания.

Представления о том, каким образом регулируется формирование волокон, развиты крайне слабо. Отчасти это объясняется тем, что ключевую роль играют процессы роста и формирования клеточных стенок, остающиеся сложнейшими загадками биологии растений. Для понимания того, каким путем можно контролировать число клеток, однородность волокон, их сцепленность между собой в пучке и т. д., необходимы дальнейшие исследования. Тем не менее высокая интенсивность ростовых процессов, времення́я и пространственная разграниченность различных стадий развития, наличие охарактеризованных маркерных признаков для отдельных стадий (см. таблицу) делают льняные лубяные волокна интересным объектом для изучения механизмов роста растительной клетки и их регуляции.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Александров В. Г., Абесадзе К. Ю., Нассонов В. А., Яковлев М. С.* Принципы строения стебля лубоволокнистых текстильных растений и методы его изучения // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1932. Т. 3. № 2. С. 49—74.

*Александров В. Г., Яковлев М. С.* Опыт сравнительно-анатомической характеристики различных типов льна *Linum usitatissimum* L. // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1934. Сер. III. № 4. С. 49—74.

*Васильев А. Е.* Опорные (механические) ткани // Атлас ультраструктуры растительных тканей / Под ред. М. Ф. Даниловой, Г. М. Козубова. Петрозаводск. 1980. С. 221—234.

*Сальников В. В., Агеева М. В., Юмашев В. Н., Лозовая В. В.* Ультраструктурный анализ лубяных волокон // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 3. С. 458—464.

*Сизов И. А.* Лен. М.; Л., 1955. 256 с.

*Трухановец Н. Л., Рубан В. В., Ильченко В. П., Хотылева Л. В.* Онтогенетическое развитие клеток волокна у разных генотипов льна-долгунца // Докл. НАН Беларуси. 2001. Т. 45. № 2. С. 86—88.

*Ageeva M., Kieft H., Lhuissier F.* et al. Microtubule cytoskeleton in elongating bast fiber cells of flax (*Linum usitatissimum* L.) // Abstr. 16th European Cytoskeleton Forum Meeting, Maastricht. August 22—26. 2001. P. 32.

*Aldaba V. C.* The structure and development of the cell wall in plants I. Bast fibers of *Boehmeria* and *Linum* // Amer. J. Bot. 1927. 14. C. 16—22.

*Andeme-Onzighi C., Girault R., His I.* et al. Immunocytochemical characterization of early-developing flax fiber cell walls // Protoplasma. 2000. Vol. 213. N 1. P. 235—245.

*Anderson D. B.* A microchemical study of the structure and development of flax fibers // Amer. J. Bot. 1927. Vol. 14. N 1. 187—211.

*Crooks D. M.* Histological and regenerative studies on the flax seedlings // Bot. Gaz. 1933. Vol. 95. P. 209—239.

*Esau K.* Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. I. The procambium // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29. P. 738—747.

*Esau K.* Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. II. The first phloem and xylem // Amer. J. Bot. 1943a. Vol. 30. P. 248—255.

*Esau K.* Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. III. The origin of bast fibers // Amer. J. Bot. 1943b. Vol. 30. P. 579—586.

*Fahn A.* Plant anatomy. Pergamon Press. Oxford, 1990. 587 p.

*Gorshkova T. A., Wyatt S. E., Salnikov V. V.* et al. Cell-wall polysaccharides of developing flax plants // Plant Physiol. 1996. Vol. 110. N 2. P. 721—729.

*Gorshkova T. A., Salnikov V. V., Chemikosova S. B.* et al. The snap point: transition point in *Linum usitatissimum* L. bast fiber development // Industrial Crops and Products. 2003. Vol. 18. P. 213—221.

*Hock C. W.* Microscopic structure of flax and related bast fibers // J. Res. Nat. Bureau Std. 1942. Vol. 29. P. 41—50.

*McDoughall G. J., Morrison I. M., Stewart D.* et al. Plant fibres: botany, chemistry and processing for industrial use // J. Sci. Food Agric. 1993. Vol. 62. P. 1—20.

*Roland J.-C., Mosiniak M., Roland D.* Dynamique du positionnement de la cellulose dans les parois des fibres textiles du Lin (*Linum usitatissimum*) // Acta Bot. Gallica. 1995. Vol. 142. P. 463—484.

*Salnikov V. V., van Dam J. E. G., Lozovaya V. V.* Microscopy of cell wall formation in flax bast fibre // Natural Fibres. 1998. Vol. 2. P. 187—194.

*Schoch-Bodmer H., Huber P.* Das Spitzenwachstum der Fasern bei *Linum perenne* L. // Experientia. 1945. Vol. 1. N 9. P. 327—328.

*Schoch-Bodmer H., Huber P.* Das Spitzenwachstum der Bastfasern bei *Linum usitatissimum* und *Linum perenne* // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1951. Vol. 61. P. 377—404.

*Tammes T.* Der Flachsstengel. Eine statistisch-anatomische Monographie // Natuurk. Verhand. Holland Maattsch. d. Wetenschappen t. Haarlem. Derde Verzameling. Deel VI. Vierde Stuk. 1907. 285 p.

## SUMMARY

The review characterizes the stages of formation of the flax fibers, which rank among the longest plant cells, reaching several centimeters (with the length-width ratio over 1000), and have cell walls up to 10 μm thick. Flax bast fibers develop from procambium and are the primary phloem fibers. The stages of their development are: 1) initiation, 2) coordinated growth, 3) intrusive growth, 4) maturation (cell wall thickening and modification of its composition and structure), 5) aging. The markers of the stages are characterized. The fiber elongation goes on only in the upper part of the stem, above so-called snap point, which can be easily identified manually. The rate of a cell elongation reaches 1—2 cm per day. The number of fibers in an individual stem is 15—20 thousand. High intensity of growth processes, separation of various developmental stages in time and place, the existence of marker characteristics for certain stages make flax bast fiber an attractive object to study plant cell growth mechanisms and their regulation.

УДК 581.331.2

© Н. И. Габараева

# РАЗВИТИЕ ЭКЗИНЫ. II. СПОРОПОЛЛЕНИН. ДЕТЕРМИНАЦИЯ РИСУНКА ЭКЗИНЫ

## N. I. GABARAYEVA. THE DEVELOPMENT OF EXINE. II. SPOROPOLLENIN. DETERMINATION OF EXINE PATTERN

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: nina.gabarayeva@pobox.spbu.ru
Поступила 20.03.2003

Данная статья является второй из серии обзорных статей, посвященных развитию экзины. В ней рассматриваются два вопроса: 1) химический состав спорополленина, 2) проблема детерминации структуры экзины. Хорошо известно, что в наружной части спородермы — экзине/экзоспории, а также в клетках некоторых грибов и водорослей на определенных стадиях их жизненного цикла содержится биополимер, делающий оболочки устойчивыми к воздействию внешних факторов — спорополленин. До сих пор не решен вопрос, где именно синтезируется это вещество. Более того, сам химический состав спорополленина известен лишь приблизительно, а данные о его предшественниках весьма разноречивы (см. обзоры Southworth, 1990; Габараева, 1994). Ключевым моментом для понимания возникновения многообразия рисунка экзин у разных видов является вопрос о детерминации паттерна экзины, который обсуждается в настоящем обзоре. Рисунок экзины (структура), а также ее скульптура (структура поверхности), будучи видоспецифичными, являются основными объектами исследования в палинологии, поэтому столь важно попытаться разобраться в путях их становления.

Ключевые слова: химический состав спорополленина, предшественники спорополленина, макроглобулы и микроглобулы спорополленина, спорополленин-акцепторные частицы (SAPs), роль самоорганизации, 2 типа спорополленина, детерминация рисунка экзины, *Stangeria eriopus*, *Borago officinalis*, *Lepidozamia petroffskiana*, *Encephalartos altensteinii*, *Cabomba aquatica*, *Nymphaea colorata*.

### Химический состав спорополленина

В обзорах, посвященных химическому составу спорополленина (Габараева, 1994, 2003), указывалось, что он является окисленным углеводородом, имеющим промежуточный химический состав между указанными формулами $C_{90}H_{134}O_{20}$ и $C_{90}H_{150}O_{33}$ (Zetzsche et al., 1937). J. Brooks и G. Shaw (1968, 1978) считали, что этот полимер образуется в результате ко-полимеризации каротиноидов и каротиноидных эфиров: обнаружено стократное увеличение количества каротиноидов при образовании зигоспор у гриба *Mucor mucedo*, а также включение $H^3$-β-каротина в спорополленин некоторых грибов и $C^{14}$-каротиноидов — в спорополленин пыльцы *Lilium* и *Cucurbita*. Однако позднее выявилось, что ингибирование каротиноидного биосинтеза мало влияет на формирование спорополлениновой оболочки пыльцы *Cucurbita pepo* (Prahl et al., 1985). Спектроскопический анализ химически устойчивого материала наружной клеточной стенки водоросли *Botryococcus braunii* показал, что этот материал явно некаротиноидной природы (Berkaloff et al., 1983; Largeau et al., 1984). Структурный анализ экзины *Lilium longiflorum* показывает, что бóльшая часть спорополленина имеет алифатическую природу; ядерно-магнитно-резонансные пики указывают, что 47 % углерода входит в состав $CH_3$ и $CH_2$ групп, 26 % приходится на углеводный углерод, 16 % присутствует в ароматических ветвях и карбоксильных, эфирных и кислотных функциональных группах, а каротиноидные мономеры не доминируют (Espelie et al., 1989). Применение нескольких спектроскопических методик, в том числе рентгеновской фотоэлектронной спектроскопии, показало, что главной структурой спорополленина экзины *Magnolia grandiflora* является простой алифатический полимер, содержащий ароматические или конъюгированные боковые цепи (Kawase, Takahashi, 1995). Газо-хроматографический-масс-спектроскопический анализ продуктов окислительной деградации спорополленина экзины *Magnolia grandiflora* и *Hibiscus syriacus* показал, что спорополленин в следовых количествах содержит кремний, который локализован во внутренних частях трехмерной структурной сети спорополленина, поэтому он не определяется методом рентгеновской фотоэлектронной спектроскопии (Kawase, Takahashi, 1996).

Кроме того, проводились поиски предшественника и участия типа метаболизма в синтезе спорополленина. В развивающихся микроспорах *Tulipa* во фракции спорополленина был обнаружен фенилаланин, который участвует в биосинтезе спорополленина как непосредственный предшественник фенолов (Prahl et al., 1986); не исключено, что в биосинтез спорополленина вовлечен терпеноидный метаболизм. Применялась также $C^{13}$-ядерно-магнитно-резонансная спектроскопия для анализа спорополлениновых образцов, выделенных из пыльцы растений самых разных филетических рангов, и было выяснено, что спорополленин — не одно-единственное вещество, он состоит из смеси сходных полимеров (Guilford et al., 1988) и происходит от таких предшественников, как жирные кислоты. Этот же метод, примененный для анализа спорополленина ныне живущих и ископаемых растений, показал наряду с общим сильным алифатическим сигналом значительные различия: свежий материал современных растений содержал много ненасыщенного углерода (двойных связей), тогда как для ископаемых показана потеря различных функциональных групп, (особенно содержащих кислород), и относительно высокая доля ароматических компонентов (Hemsley et al., 1992a). После выделения спорополленина из пыльцы *Pinus mugo* и анализа его в масс-спектрометре обнаружилось, что в спектре доминируют пики, характерные для *p*-кумариновой кислоты (Wehling et al., 1989). При химическом разрушении спорополленина с использованием $AlJ_3$ *p*-кумариновая кислота также являлась основным компонентом его деградации, на основании чего было сделано предположение, что эта кислота является истинной структурной единицей спорополленинового скелета (Wehling et al., 1989; Wiermann, Gubatz, 1992). Используя подавляющее действие гербицида тиокарбамата на синтез длинноцепных жирных кислот, было показано экспериментально, что липидный метаболизм и система ферментов, удлиняющих цепи жирных кислот, действительно вовлечены в синтез спорополленина (Wilmesmeier, Wiermann, 1995): ингибитор продвигался по растению (*Zea mays*), приводя к сдвигу структуры липидов в сторону более короткоцепных молекул и достигая мест биосинтеза спорополленина — полости пыльника и микроспор. Наконец, опубликованное иммуноцитохимическое исследование по локализации фенольных соединений в оболочке пыльцевых зерен, выполненное группой ученых (Niester-Nyveld et al., 1997) показало, что фенолы являются важной структурной составной частью спорополленина.

Таким образом, самые разные химические вещества рассматриваются различными авторами как возможные предшественники спорополленина. Это естественно в ситуации, когда 1) сама структура спорополленина до конца не установлена, 2) понятие «предшественник» допускает широкую интерпретацию, при которой может подразумеваться целый ряд веществ, подключающихся к биосинтезу на его разных ступенях. Следствием неясности химического состава спорополленина и его предшественников является то, что до сих пор не найдено их специфических метчиков. Были предприняты попытки получить такой метчик (Southworth et al., 1988). Выявлено, что единственный путь идентифицировать вещество, не определяя его химическую структуру, — это использовать его как антиген, получить к нему специфические антитела и применить иммуноцитохимические методы, чтобы определить место синтеза этого вещества. Развивая эту остроумную идею (Southworth et al., 1988), была разработана методика очистки экзины от интины и цитоплазмы с целью получения антител против спорополленина. Предварительные результаты показали, однако, что все химические экстракции, которые удаляют неспорополлениновые компоненты пыльцевых зерен, уменьшают связывание антител с пыльцевыми зернами, указывая на то, что часть антител связывалась ранее с протеиновыми или другими компонентами экзины. Для получения высокоспецифичного метчика— антитела против спорополленина необходимо иметь его в абсолютно очищенном, свободном от примесей состоянии. Имеющиеся данные (Rowley, Prijanto, 1977; Rowley et al., 1981; Rowley, 1990) по субструктуре экзины показывают экзину как элементы гликокаликса, «замурованные» в спорополленин, что оставляет мало надежды на саму возможность получения чистого, без примесей, спорополленина. Тем не менее определение с помощью антител хотя бы приблизительно места синтеза спорополленина все равно остается очень перспективным.

Известно, что никаких следов спорополленина внутри клеток найти не удается, так как клетка синтезирует лишь вещество-предшественник, которое полимеризуется уже на поверхности микроспоры. Считается более или менее установленным, что у большинства растений в течение тетрадного и посттетрадного периодов предшественники спорополленина синтезируются тапетумом, но есть данные и о микроспоровом происхождении спорополленина в течение тетрадного периода (Audran, 1981a; Габараева, 1990a, Gabarayeva, Grigorjeva, 2002). Относительно места их синтеза в различных органеллах клетки существуют различные мнения. Однако в последнее время все больше авторов отдают предпочтение в этом отношении трубочкам эндоплазматического ретикулума (ЭР). Высказано предположение, что синтез предшественников спорополленина осуществляется короткими трубчатыми цистернами агранулярного ЭР микроспор (Dunbar, 1973a; Gabara, 1974; Dickinson, 1976; Габараева, 1990a, Gabarayeva, 1996). Интересно, что в терпеноидогенных клетках многих видов растений (и животных) было показано участие трубчатого агранулярного ЭР в синтезе и транспорте липидов, терпенов, стероидов (Васильев, 1977) — веществ тех же групп, к которым предположительно относятся предшественники спорополленина.

## Макроглобулы: предшественники спорополленина?

Итак, неясными остаются многие вопросы, связанные со спорополленином. Нас особенно интересуют состав его предшественников, место их синтеза и инициальная форма аккумуляции спорополленина в ходе его полимеризации из предшественников.

Вопреки тому факту, что при исследовании нескольких видов был показан доминирующий синтез обоих наиболее вероятных предшественников спорополленина — жирных кислот и фенилпропаноидов — происходит в тапетуме в тетрадный период (Piffanelli et al., 1998), D. Murphy (персональная переписка) отмечает, что для других видов не была показана невозможность такого синтеза в самих ранних тетрадных микроспорах. О связи липидных глобул (сферосом) с ЭР как сайтом их формирования сообщалось как для пыльцевых зерен, так и для тапетума (Murphy, Vance, 1999). Морфологическое свидетельство таких взаимоотношений между ЭР и липидными глобулами в тетрадном и свободноспоровом периодах наблюдалось у *Liriodendron chinense* (Gabarayeva, 1996). Наши наблюдения над ранними тетрадами *Stangeria eriopus* (*Cycadales*) в месте контакта их с тапетальными клетками едва ли позволяют предположить интенсивную секреторную активность тапетума на этой стадии развития (Gabarayeva, Grigorjeva, 2002). Ни состояние цитоплазмы клеток тапетума и ее плазмалеммы, ни состояние текальной жидкости не дают оснований сделать вывод об участии тапетума в образовании осмиофильного секрета, наблюдаемого на поверхности плазмалеммы микроспор. В самом деле, на поверхности плазмалеммы тетрадных микроспор *Stangeria eriopus* видны многочисленные осмиофильные глобулы 50—100 нм в диам. (табл. I, *а*). Многие авторы наблюдали глобулы различного размера с интенсивным контрастом на плазмалемме развивающихся микроспор (включая примитивные покрытосеменные в наших исследованиях — Габараева, 1986, 1987, 1991, 1997, Gabarayeva, 1995; Gabarayeva, Rowley, 1994) и придавали им различное значение (см. обзор Gabarayeva, 2000). Так, липидные глобулы видны в толще гликокаликса у *Nymphaea colorata*, где они ассоциированы с радиально направленными элементарными единицами экзины — тафтами (табл. II, *б—г*). Химический состав этих глобул неизвестен, но, судя по их осмиофильному характеру и форме, они имеют липоидную природу. Есть очевидные свидетельства в пользу синтеза этого липоидного вещества в трубках АЭР микроспор *Stangeria eriopus*: не только сами глобулы видны в просветах цистерн АЭР, но и ограничивающие мембраны трубочек АЭР содержат крошечные микроглобулы интенсивного контраста. Весь характер АЭР очень близок к таковому тапетальных клеток в ходе развития микроспор *Ledebouria socialis* (Hess, Hesse, 1994) — материала, полученного в ходе замораживающей фиксации при высоком давлении. Сделан вывод о том, что синтез осмиофильных предшественников полленкита осуществляется АЭР, но осуществляется не в просвете его трубочек, а на их мембранах. Близкая точка зрения была предложена ранее (Mollenhauer, Totten, 1971). Трудно сказать с определенностью, где именно синтезируются осмиофильные глобулы у *Stangeria eriopus* — внутри трубок АЭР или на их мембранах, но их синтез связан именно с этой органеллой, а не с какими-либо другими. Наши данные показали участие необычных форм ЭР (кольчужного и зебра-ретикулума) в синтезе липидосодержащих веществ, вероятно — липопротеинов (Gabarayeva, 1991, 1996). К тому же известно, что одной из принципиальных функций гладкого ЭР у растений является, очевидно, синтез липидных молекул (см. обзор Staechelin, 1997).

Вопрос заключается в том, что представляют собой эти липоидные глобулы и почему они столь важны для развития спородермы. Они могут быть предшественниками спорополленина, тем более что современные данные указывают на липидную природу по крайней мере части этих предшественников: последние аналитические данные свидетельствуют о присутствии в них жирных кислот, гидроксикоричных кислот и компонентов карбоксильных кислот (Prahl et al., 1986; Guilford et al., 1988; Wehling et al., 1989; Espelie et al., 1989; Wiermann, Gubatz, 1992; Wilmesmeier, Wiermann, 1995; Kawase, Takahashi, 1995; Hemsley et al., 1996a, 2000; Dominguez et al., 1999). По-видимому, липидный компонент по ряду причин должен быть локализован в периплазматическом пространстве, где идет развитие спородермы, подобно тому как проорбикулы присутствуют в местах образования орбикул на тапетальных клетках. Интересные результаты были получены в ходе моделирования самоорганизации оболочек спор, где циклогексановые капли (используемые вместо тел спор) и вдобавок рапсовое масло (заменяющее липиды/жирные кислоты природных условий) использовались вместе с дисперсией полистиренового латекса (заменяющей спорополленин — Hemsley et al., 1998, 2000). Авторы сделали вывод, что эти эксперименты показали существенную роль липидного компонента в формировании паттерна экзины. Важность липидного компонента в ходе онтогенеза экзины была предсказана давно (Rowley, 1971; Heslop-Harrison, 1972; Dickinson, 1976).

Из исследования онтогенеза микроспор *Stangeria eriopus* (Gabarayeva, Grigorjeva, 2002) и *Nymphaea colorata* (Gabarayeva, Rowley, 1994) стало очевидно, что: 1) большое число липидных макроглобул в периплазматическом пространстве ранних тетрадных микроспор расположено на поверхности плазмалеммы или в гликокаликсе средних тетрадных микроспор; 2) будучи многочисленными на ранней или средней тетрадной стадии, они почти исчезают к концу средней тетрадной стадии. Ясно, что «исчезновение» макроглобулярной формы этого вещества означает либо трансформацию его в другую форму, не столь легко распознаваемую в электронном микроскопе, либо его утилизацию. Возможный путь изменения этих макроглобул — их диссоциация на микроглобулы.

## Микроглобулы: инициальная аккумуляция спорополленина

Стенки удлиненных альвеол *Stangeria eriopus* на средней тетрадной стадии (Gabarayeva, Grigorjeva, 2002) включают в себя осмиофильные микроглобулы диам. 6—24 нм (табл. II, *а*). Мы полагаем, что эти микроглобулы являются инициальной формой аккумуляции спорополленина вокруг спорополленин-акцепторных частиц (sporopollenin acceptor particles — SAPs), являющихся, по всей вероятности, ферментными молекулами полимеризации спорополленина и распределенными на поверхности цилиндрических единиц гликокаликса — тафтов — в начале средней тетрадной стадии путем самоориентации. Сам гликокаликс, по нашим представлениям, образуется путем самоорганизации (Габараева, 1990б; Gabarayeva, 1993). Понятие спорополленин-акцепторных частиц было введено при исследовании развития микроспор *Nuphar luteum* (Rowley et al., 1995), где эти частицы были заметны особенно хорошо.

Спорополленин-акцепторные частицы наблюдаются в развитии многих видов. Так, они четко выявляются в ходе развития удлиненных ячей у *Encephalartos altensteinii*, располагаясь по стенкам цилиндрических тафтов — основы будущих ячей (табл. II, *б*) (Gabarayeva, Grigorjeva, in press); при развитии микроспор *Borago officinalis* (табл. III, *а*), а также видны на поверхности зрелых гемм *Borago* (табл. III, *б*) (Gabarayeva et al., 1998; Rowley et al., 1999); на поверхности ячей в результате окислительной деградации зрелой экзины *Lepidozamia petroffskiana* (табл. III, *в*) и в онтогенезе струйчатой скульптуры у *Cabomba aquatica* (табл. IV, *а*), а также на поверхности комплексных колумелл этого вида после частичного окислительного разрушения его экзины (табл. IV, *б*) (Gabarayeva, Grigorjeva, Rowley, in press). Спорополленин-акцепторные частицы выявляются также при окислительной деградации зрелой экзины перманганатом калия (*Lavatera arborea* — Gabarayeva, Blackmore, Rowley, 2003). Спорополленин-акцепторные частицы дают положительную реакцию на белки в опыте с фосфорно-мышьяковистой кислотой в 10 % ацетоне, что подтверждает их возможный статус ферментных молекул (Rowley et al., 1999). Именно спорополленин-акцепторные частицы и являются центрами аккумуляции инициальных микроглобул спорополленина.

Существует точка зрения, что экзина представляет собой спорополлениновую коллоидную кристалло-подобную структуру, формирующуюся исключительно путем самоорганизации (Hemsley et al., 1992b; Collinson et al., 1993; Hemsley et al., 1994). Эта гипотеза была поддержана экспериментами по моделированию экзины с использованием полистиренового латекса (Hemsley et al., 1996b; Hemsley et al., 1998, 2000). Данные исследования позволяют предположить, что спорополленин формируется как эмульсия *in situ*, и что формирование экзины регулируется простыми физико-химическими взаимодействиями. В целом эта идея очень привлекательна. Частичная вовлеченность процессов самоорганизации и важное значение физико-химических процессов при формировании экзины предполагались рядом авторов (Heslop-Harrison, 1972; Герасимова-Навашина, 1973; Roland, Vian, 1979; Dickinson, Sheldon, 1986; Габараева, 1990; Van Uffelen, 1991; Gabarayeva, 1993, 2000).

Однако в идее «чистой самоорганизации» существуют несколько смущающих моментов. Один из них заключается в том, что большинство палинологов, занимающихся развитием экзины, наблюдали в раннем развитии микроспор постепенное построение клеточного покрова — примэкзинового матрикса (в терминах Heslop-Harrison, 1972), или гликокаликса (в терминах Rowley, 1971), предшествующее какой-либо аккумуляции спорополленина. Следуя простой логике, получаем, что если экзина есть исключительно результат самоорганизации спорополлениновой эмульсии, то такое сложное образование, как гликокаликс было бы излишним — явление, которое маловероятно в природе. Другой момент заключается в том, что, основываясь на серии экспериментов по окислению зрелой экзины, J. Rowley, B. Prijanto, (1977) обнаружили, что спорополленин в зрелой экзине не контрастируется красителями, используемыми в трансмиссионной микроскопии. Если экзина действительно есть гликокаликс, погруженный в спорополленин, тогда в ходе окисления интактное состояние спорополленина будет нарушено, а гликокаликсный «скелет» станет в некоторой степени доступен для ТЭМ-контрастеров, что приведет к частичной окрашиваемости экзины. Именно такой эксперимент и был проведен с использованием перманганата калия (Rowley, Rowley, 1998), и предсказанный авторами результат оказался верным. Ранние (Audran, 1970, 1981a, b) и последующие (Skarby et al., 1990) эксперименты показали сходные результаты. В нашем эксперименте по постепенной деградации свежих и ацетолизированных пыльцевых зерен перманганатом калия мы наблюдали сходные результаты: чем более глубоким был деструктивный эффект, тем более окрашиваемой становилась экзина и тем больше деталей гликокаликса можно было наблюдать (Gabarayeva, Blackmore, Rowley, 2003).

Исходя из вышеуказанного, становится понятным, почему мы сомневаемся в исключительной роли самоорганизующейся спорополлениновой эмульсии. Правда, некоторые авторы (Hemsley et al., 1994) признают, что мукополисахариды (т. е. гликокаликс) являются необходимым флоккулянтом для главного структурообразующего процесса самоорганизации (истощающей флоккуляции), и используют флоккулянт в своих модельных экспериментах (Hemsley et al., 1998). Тем не менее они рассматривают присутствие мукополисахаридов/гликопротеинов как одно из условий главного процесса — флоккуляции спорополлениновой эмульсии, тогда как возникновение этих самых условий — точного состава флоккулянта в определенной концентрации и месте — является, очевидно, наиболее важным событием. Однако в своей недавней работе эти авторы пишут (Hemsley et al., 2000, с. 41): «Там, где экзина является тонкой [в отличие от толстой экзины спор — примечание Н. Г.], физическая или химическая матрица может являться причиной вариаций в флоккуляции, приводящей к возникновению генетически контролируемого паттерна экзины, однако весьма вероятно, что последующее развитие оболочки идет путем самоорганизации». Здесь наши точки зрения очень близки. В настоящее время я полагаю, что по крайней мере инициальная микроглобулярная спорополлениновая аккумуляция определяется спорополленин-акцепторными частицами, точно расположенными в толще гликокаликса. Дальнейшая аккумуляция спорополленина [та, что следует за инициальной, которую называют «рецепторно-независимый спорополленин» (Rowley, Claugher, 1991)], весьма вероятно происходит путем самоорганизации спорополлениновой эмульсии. Мы полагаем, что основной причиной, почему этот вторично-аккумулированный спорополленин является более уязвимым для физического и химического разрушения, чем первично-аккумулированный, рецепторно-зависимый спорополленин, является способ его аккумуляции (Rowley, Claugher, 1996; Rowley et al., 2001; Gabarayeva, Blackmore, Rowley, 2003; Gabarayeva, Grigorjeva, Rowley, в печати).

Итак, мы считаем, что существуют две стадии в развитии экзины, которые идут путем самоорганизации: формирование гликокаликса на ранней тетрадной стадии с параллельным встраиванием рецепторов спорополленина в толщу гликокаликса путем самоориентации, и аккумуляция рецепторно-независимого спорополленина на поздней тетрадной и свободно-споровой стадии. Промежуточная, средне-тетрадная стадия — инициальная аккумуляция рецепторно-зависимого спорополленина — осуществляется под контролем спорополленин-акцепторных частиц и является решающей в процессе детерминации рисунка экзины. Таким образом, получается, что в сходный у всех видов гликокаликс, состоящий из элементарных удлиненных, радиально направленных тафтов, встраиваются путем самоориентации (вследствие равнодействующей всех слабых и сильных молекулярных взаимодействий) рецепторы спорополленина, и их взаимное расположение и определяет изначальный основной паттерн экзины. Следовательно, все многообразие рисунка экзины у разных видов возникает на основе единообразия клеточного покрова (гликокаликса) и различного распределения в нем рецепторов полимеризации спорополленина.

Эксперимент группы Wiermann (Thom et al., 1998) по растворению спорополленина экзины в горячем 2-аминоэтаноле, последующему фракционированию раствора и его реагрегации путем каскадного диализа и последующее исследование с помощью ТЭМ и рентгено-структурный микроанализ одной из фракций выявили сферические субструктуры и удлиненные единицы с отчетливым поверхностным рисунком — результаты, которые находятся в хорошем соответствии с нашими данными и их интерпретацией. Сферические субструктуры, вероятно, соответствуют инициальным спорополлениновым накоплениям вокруг спорополленин-акцепторных частиц, а удлиненные поверхностные структуры с поверхностным рисунком — тафтам с их поверхностной спиралью оплетающего элемента.

## Выводы

1. Точный химический состав спорополленина до сих пор не известен, так же как и высокоспецифичный метчик на этот биополимер.

2. Известно, однако, что, кроме окисленных алифатических углеводородов, в спорополленин входят ароматические соединения — фенолы. Кроме того, выяснено, что в состав предшественников спорополленина входят жирные кислоты и фенилпропаноиды. Единственным относительно специфичным метчиком на спорополленин может служить иммуноцитохимическая реакция.

3. Детерминация структуры экзины связана со стабильностью одних параметров и вариабельностью других. Стабильным параметром является клеточный покров — гликокаликс, радиально направленные единицы которого сходны у всех видов, а также наличие в толще гликокаликса спорополленин-акцепторных частиц. Вариабельным параметром является характер ориентации этих частиц в слое гликокаликса.

4. Мы предполагаем высокую степень самоорганизации в процессах построения экзины: формирование гликокаликса с самоориентацией в нем спорополленин-акцепторных частиц (первая фаза) и аккумуляция рецепторно-независимого спорополленина в конце тетрадного—посттетрадном периодах (третья фаза). Во второй фазе (примерно соответствует средней тетрадной стадии) происходит жестко детерминированная аккумуляция рецепторно-зависимого спорополленина на рецепторах.

5. Следовательно, все многообразие рисунка экзины у разных видов возникает на основе единообразия гликокаликса и различного распределения в нем рецепторов полимеризации спорополленина.

## Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49108).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

*Габараева Н. И.* Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 311—322.

*Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes* (*Magnoliaceae*) в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 3. С. 281—290.

*Габараева Н. И.* О месте синтеза предшественников спорополленина в развивающихся пыльцевых зёрнах представителей семейства *Magnoliaceae* // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 6. С. 783—791.

*Габараева Н. И.* Гипотетические пути детерминации структуры экзины // Бот. журн. 1990б. Т. 75. № 10. С. 1353—1362.

*Габараева Н. И.* Ультраструктура и развитие экзины и орбикул у *Magnolia delavayi* (*Magnoliaceae*) в тетрадном и начале посттетрадного периода // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 10—19.

*Габараева Н. И.* Спорополленин // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 1994. С. 50—52.

*Габараева Н. И.* Ультраструктурные основы развития спородермы представителей двудольных подкласса *Magnoliidae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 46 с.

*Габараева Н. И.* Развитие экзины. I. Модели субструктуры экзины // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 1—10.

*Герасимова-Навашина Е. Н.* Физико-химическая природа образования первичной экзины пыльцевых зерен покрытосеменных растений // Эмбриология покрытосеменных растений / Под ред. А. И. Коварского и др. Кишинев, 1973. С. 57—70.

*Audran J.-C.* Structure de la paroi pollinique du *Ceratozamia mexicana* (*Cycadaceae*) étudiée aux microscopes photonique et electronique apres acetolyse menagée // C. R. Acad. Sci., Paris. 1970. T. 270. P. 1455—1457.

*Audran J.-C.* Pollen and tapetum development in *Ceratozamia mexicana* (*Cycadaceae*): sporal origin of the exinic sporopollenin in cycads // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981a. Vol. 33. P. 315—346.

*Audran J.-C.* Degeneration of *Trachymene pilosa* exine by osmium tetroxide used in impregnation technique // Planta. 1981b. Vol. 152. P. 282—284.

*Berkaloff C.*, *Casadevall E.*, *Largeau C.* et al. The resistent polymer of the walls of the hydrocarbon-rich alga *Botryococcus braunii* // Phytochemistry. 1983. Vol. 22. N 2. P. 389—397.

*Brooks J.*, *Shaw G.* Chemical structure of the exine of pollen walls and a new function for carotenoids in nature // Nature. 1968. Vol. 219. N 5153. P. 532—533.

*Brooks J.*, *Shaw G.* Sporopollenin: a review of its chemistry, palaeochemistry, and geochemistry // Grana. 1978. Vol. 17. P. 91—97.

*Collinson M. E.*, *Hemsley A. R.*, *Taylor W. A.* Sporopollenin exhibiting colloidal organization in spore walls // Grana. 1993. Suppl. 1. P. 31—39.

*Dickinson H. G.* The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen // Pollen et Spores. 1976. Vol. 18. N 3. P. 321—334.

*Dickinson H. G., Sheldon J. M.* The generation of patterning at the plasma membrane of the young microspore of *Lilium* // Pollen and Spores, Form and Function. Linnean Society Symposia Serium / Ed. by S. Blackmore and K. Ferguson. London, 1986. Vol. 12. P. 1—17.

*Dominguez E., Mercado J., Quesada M. A., Heredia A.* Pollen sporopollenin: degradation and structural elucidation // Sex Plant Reprod. 1999. Vol. 12. P. 171—178.

*Dunbar A.* Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (*Cyperaceae*). I. Ultrastructure and ontogeny // Bot. Notiser. 1973a. Vol. 126. N 2. P. 197—254.

*Espelie K. E., Loewus F. A., Pugmire R. J.* et al. Structural ahalysis of *Lilium longiflorum* sporopollenin by $^{13}$CNMR spectroscopy // Phytochem. 1989. Vol. 28. N 3. P. 751—753.

*Gabara B.* A possible role for the endoplasmic reticulum in exine formation // Crana. 1974. Vol. 14. N 1. P. 16—22.

*Gabarayeva N. I.* Patterns of development in primitive angiosperm pollen // Pollen and spores: patterns of diversification / Ed. by S. Blaskmore and S. H. Barnes. Oxford, 1991. P. 257—268.

*Gabarayeva N. I.* The hypothetical ways of exine pattern determination // Grana. 1993. Vol. 33. Suppl. 2. P. 54—59.

*Gabarayeva N. I.* Pollen wall and tapetum development in *Anaxagorea brevipes* (*Annonaceae*): sporoderm substructure, cytoskeleton, sporopollenin precursor particles, and the endexine problem // Rev. Paleobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 123—152.

*Gabarayeva N. I.* Sporoderm development in *Liriodendron chinense* (*Magnoliaceae*): a probable role of the endoplasmic reticulum // Nordic J. Bot. 1996. Vol. 16. P. 1—17.

*Gabarayeva N. I.* Principles and recurrent themes in sporoderm development // Pollen and Spores: Morphology and Biology / Ed. by M. M. Harley, C. M. Morton, S . Blackmore. Kew, 2000. P. 1—16.

*Gabarayeva N. I., Blackmore S., Rowley J. R.* Observations on the experimental destruction and on substructural organisation of the pollen wall of some selected *Gymnosperms* and *Angiosperms* // Rev. Palaeobot. Palynol. 2003. Vol. 124. P. 203—226.

*Gabarayeva N. I., Grigorjeva V. V.* Exine development in *Stangeria eriopus* (*Stangeriaceae*): ultrastructure and substructure, sporopollenin accumulation, the equivocal character of the aperture, and stereology of microspore organelles // Rev. Palaeobot. Palynol. 2002. Vol. 122. P. 185—218.

*Gabarayeva N. I., Rowley J. R.* Exine development in *Nymphaea colorata* (*Nymphaeaceae*) // Nordic J. Bot. 1994. Vol. 14. P. 671—691.

*Gabarayeva N. I., Rowley J. R., Skvarla J. J.* Exine development in *Borago* (*Boraginaceae*). 1. Microspore tetrad period // Taiwania. 1998. Vol. 43. P. 203—214.

*Guilford W. J., Schneider D. M., Labovitz J., Opella S. J.* High resolution solid state $^{13}$CNMR spectroscopy of sporopollenins from different plant taxa // Plant Physiol. 1988. Vol. 86. P. 134—136.

*Hemsley A. R., Chaloner W. G., Scott A. C., Groombridge C. J.* Carbon-13 solid-state nuclear magnetic resonance of sporopollenin from modern and fossil plants // Ann. Bot. 1992a. Vol. 69. P. 545—549.

*Hemsley A. R., Collinson M. E., Brain A. P. R.* Colloidal crystal-like structure of sporopollenin in the megaspore walls of recent *Selaginella* and similar fossil spores // Bot. J. Linn. Soc. 1992b. Vol. 108. P. 307—320.

*Hemsley A. R., Collinson M. E., Kovach W. L.* et al. The role of self-assembly in biological systems: evidence from iridescent colloidal sporopollenin in *Selaginella* megaspore walls // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1994. Vol. 345. P. 163—173.

*Hemsley A. R., Scott A. C., Barrie P. J., Chaloner W. G.* Studies of fossil and modern spore wall biomacromolecules using $^{13}$C solid state NMR // Ann. Bot. 1996a. Vol. 78. P. 83—94.

*Hemsley A. R., Jenkins P. D., Collinson M. E., Vincent B.* Experimental modelling of exine self-assembly // Bot. J. Linn. Soc. 1996b. Vol. 121. P. 177—187.

*Hemsley A. R., Vincent B., Collinson M., Griffiths P. C.* Simulated self-assembly of spore exines // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. P. 105—109.

*Hemsley A. R., Collinson M. E., Vicent B.* et al. Self-assembly of colloidal units in exine development // Pollen and Spores: Morphology and Biology / Ed. by M. M. Harley, C. M. Morton, S. Blackmore. Kew, 2000. P. 31—44.

*Heslop-Harrison J.* Pattern in plant cell wall: morphogenesis in miniature // Proc. Royal Inst. Great Brit. 1972. Vol. 45. P. 335—351.

*Hess M. W., Hesse M.* Ultrastructural observations on anther tapetum development of freeze-fixed *Ledebouria sociales* Roth (*Hyacinthaceae*) // Planta. 1994. Vol. 192. P. 421—430.

*Kawase M., Takahashi M.* Chemical composition of sporopollenin in *Magnolia grandiflora* (*Magnoliaceae*) and *Hibiscus syriacus* (*Malvaceae*) // Grana. 1995. Vol. 34. P. 242—245.

*Kawase M., Takahashi M.* Gaz chromatography-mass spectrometric analysis of oxidative degradation products of sporopollenin in *Magnolia grandiflora* (*Magnoliaceae*) and *Hibiscus syriacus* (*Malvaceae*) // J. Plant Res. 1996. Vol. 109. P. 297—299.

*Largeau C., Casadevall K,., Kadouri A., Metzger P.* Formation of *Botryococcus*-derived kerogens. Comparative study of immature torbanites and of the extant alga *Botryococcus braunii* // Org. Geochem. 1984. Vol. 6. P. 327—332.

*Mollenhauer H. H., Totten C.* Stadies on seeds. II. Origin and degradation of lipid vesicles in pea and bean cotyledons // J. Cell Biol. 1971. Vol. 48. P. 395—405.

*Murphy D. J., Vance J.* Mechanisms of lipid-body formation // TIBS. 1999. Vol. 24. P. 109—115.

*Niester-Nyveld C., Haubrich A., Kampendonk H.* et al. Immunocytochemical localization of phenolic compounds in pollen walls using antibodies against *p*-coumaric acid coupled to bovine serum albumin // Protoplasma. 1997. Vol. 197. P. 148—159.

*Piffanelli P., Ross J. H. E., Murphy D. J.* Biogenesis and fuction of the lipidic structures of pollen grains // Sex Plant Reprod. 1998. Vol. 11. P. 65—80.

*Prahl A. K., Rittscher M., Wiermann R.*New aspects of sporopollenin biosynthesis // Biotechnology and ecology of pollen / Ed. by D. L. Mulkahy, G. B. Mulkahy, E. Ottaviano. New York et al., 1986. P. 313—318.

*Prahl A. K., Springstubbe H., Grumbach K., Wiermann R.* Studies on sporopollenin biosynthesis: the effect of inhibitors of carotenoid biosynthesis on sporopollenin accumulation // Z. Naturforsch. 1985. Bd 40. S. 621—626.

*Roland J. C., Vian B.* The wall of the growing plant cell: its three-dimensional organization // Int. Rev. Cytol. 1979. Vol. 61. P. 129—167.

*Rowley J. R.* Implications on the nature of sporopollenin based upon pollen development // Sporopollenin . Ed. by J. Brooks, P. R. Grant, M. D. Muir, P. van Gijzel. London, 1971. P. 174—218.

*Rowley J. R.* The fundamental structure of the pollen exine // Plant Syst. Evol. 1990. Vol. 5. P. 13—29.

*Rowley J. R., Claugher D.* Receptor-independent sporopollenin // Bot. Acta. 1991. Vol. 104. P. 316—323.

*Rowley J. R., Claugher D.* Structure of the exine of *Epilobium angustifolium* (*Onagraceae*) // Grana. 1996. Vol. 35. P. 79—86.

*Rowley J. R., Dahl A. O., Sengupta S., Rowley J. S.* A model of exine substructure based on dissection of pollen and spore exines // Palynology. 1981. Vol. 5. P. 107—152.

*Rowley J. R., Flynn J. J., Takahashi M.* Atomic force microscope information on pollen exine substructure in *Nuphar* // Bot. Acta. 1995. Vol. 108. P. 300—308.

*Rowley J. R., Gabarayeva N. I., Skvarla J. J., El-Ghazaly G.* The effect of 4-methylmorpholine N-oxide monohydrate (MMNO.H2O) on pollen and spore exines // Taiwania. 2001. Vol. 46. P. 246—273.

*Rowley J. R., Prijanto B.* Selective destruction of the exine of pollen grains // Geophytology. 1977. Vol. 7. N 1. P. 1—23.

*Rowley J. R., Skvarla J. J., Gabarayeva N. I.* Exine development in *Borago* (*Boraginaceae*). 2. Free microspore stages // Taiwania. 1999. Vol. 44. P. 212—229.

*Rowley J. R., Rowley J. S.* Stain reversal in pollen exines // Current concepts in pollen-spore and biopollution research / Ed. N. Ma. Dutta, S. Gupta-Bhattacharya, S. Mandal, K. Bhattacharya. USA etc., 1998. P. 223—232.

*Skarby A., Rowley J. R., Nilsson L.* Exine structure of upper cretaceous normapolles grains from anthers (northeastern Scania, Sweden) // Palynology. 1990. Vol. 14. P. 145—173.

*Southworth D.* Exine biochemistry // Microspores. Evolution and Ontogeny / Ed. by S. Blackmore and R. B. Knox. London, 1990. P. 193—212.

*Southworth D., Singh M. B., Hough T.* et al. Antibodies to pollen exines // Planta. 1988. Bd 176. S. 482—487.

*Staechelin L. A.* The plant ER: a dynamic organelle composed of a large number of discrete functional domains // Plant J. 1997. Vol. 11. P. 1151—1165.

*Thom I., Grote M., Abraham-Peskir J., Wiermann R.* Electron and X-ray microscopic analysis of reaggregated materials obtained after fractionation of dissolved sporopollenin // Protoplasma. 1998. Vol. 204. P. 13—21.

*Van Uffelen G. A.* The control of spore wall formation // Pollen and spores: patterns of diversifications / Ed. by S. Blackmore and S. H. Barnes. Oxford, 1991. P. 89—102.

*Wehling K., Niester Ch., Boon J. J.* et al. p-coumaric acid — a monomer in the sporopollenin skeleton // Planta. 1989. Vol. 179. P. 376—380.

*Wiermann R., Gubatz S.* Pollen wall and sporopollenin // Int. Rev. Cytol. 1992. Vol. 140. P. 35—72.

*Wilmesmeier S., Wiermann R.* Influence of EPTC (s-ethyl-dipropyl-thiocarbamate) on the composition of surface waxes and sporopollenin structure in *Zea mays* // J. Plant Physiol. 1995. Vol. 146. P. 22—28.

*Zetzsche F., Kalt P., Liecht J., Ziegler E.* Zur Konstitution des *Lycopodium*-Sporonins, des Tasmanins und des Lange-Sporonins. XI. Mitteilung über die Membran der Sporen und Pollen // J. Pract. Chem. 1937. Bd 148. S. 267—286.

## SUMMARY

The precise chemical composition of sporopollenin is still unknown. Recent spectroscopy methods have shown, however, that sporopollenin mainly consists of aliphatic hydrocarbon with aromatic side chains. Two most probable sporopollenin precursors are lipid acids and phenylpropanoids. The localization of the sporopollenin synthesis is not determined precisely, but the data of many authors and our data suggest that ER is involved to the process. We observed 2 forms of initial sporopollenin (or sporopollenin precursors) accumulations: macroglobules and microglobules. Macroglobules appear at the most early tetrad stages of microspore development on the surface of the plasma membrane. They, however, dissociate very soon, may be — into the microglobular form. Microglobules 10—15 nm in diameter can be observed later in connection with electron-opaque particles. These particles, which are sporopollenin-acceptor particles (SAPs), are distributed through the glycocalyx, creating some definite pattern, specific for species. The formation of the glycocalyx, to my mind, occurs by self-assembly, and the distribution of SAPs is carried out by self-orientation. SAPs are most probably the enzime molecules of sporopollenin polymerization. There are 2 types of sporopollenin which differ in the modes of its accumulation: receptor-dependent sporopollenin and receptor-independent sporopollenin. The first one accumulates on SAPs and, hence, its accumulation is strictly determined. This type of sporopollenin is very resistable to erosion. The second type — receptor-independent sporopollenin — accumulates without aid of receptors, probably — by self-assembly, and it is much more vulnerable to degradation. The exine pattern is the result of the combination of the uniformity of plasma membrane glycocalyx and of the diversity of the distribution of the sporopollenin-acceptor particles in the glycocalyx.

УДК 581.3

© I. I. Shamrov, G. M. Anisimova

# STAGES OF STRUCTURAL-FUNCTIONAL REORGANIZATION DURING OVULE AND SEED DEVELOPMENT

И. И. ШАМРОВ, Г. М. АНИСИМОВА. СТАДИИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ПЕРЕСТРОЙКИ ПРИ РАЗВИТИИ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ

Komarov Botanical Institute
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, Russia 197376
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu
Received 27.02.2003

Morphological and functional periodicity of the ontogeny is determined differently. We distinguish «stages of structural-functional reorganization» of short duration and more prolonged «periods» with a relatively constant character of developing structures in ovule and seed development. Species studied differ in both the quantity and characteristics of the stages. First of all, the development is conditioned by variation in ovule and seed structure, diverse dynamics of metabolite accumulation, and possibly by peculiarities of substance transport. Based on the data available, we can conclude that common stages for both the crassi-, tenui- and medionucellate ovules (archesporial cell, megasporocyte before meiosis, early and late globular embryos, mature embryo) explain the general direction in the formation of the reproductive structures and surrounding tissues. Specific stages may have different implications from one species to another: 1) verify that the ovule belongs to a specific type, 2) indicate their lability in different taxa with the same ovule type, 3) coincide in species with various ovule types.

Key words: ovules, seeds, developmental stages and periods, histochemistry, *Gentiana cruciata*, *Gymnadenia conopsea*, *Luzula pedemontana*.

The understanding the pattern of the differentiation of the structures carrying out the normal development of the embryo remains the central problem of the modern plant embryology. One of the least studied aspects of this problem is the elucidation of morphogenetic and morpho-physiological correlations and coordinations in the ovule and seed development.

The ovules and seeds are integral dynamic systems. Structural and functional interrelationships between their elements (nucellus, integuments, megagametophyte, embryo and endosperm) define the specific character of embryo development and seed reproduction.

The ovule and seed morphogenesis, as the entire ontogenesis, is inherent in the presence of some stages (phases, periods) differing in the characteristics, functional reorganization and longevity. The notion «critical periods» was introduced for the designation of the periods in plant development which are the most sensitive time intervals to unfavorable factors of the environment (Brounov, 1897). Later on this notion was used in the animal embryology as the periods in the embryo development with the greatest rate of the growth (Stockard, 1921), as intersection «knot points» in the growth rates of different independent reactions (Goldschmidt, 1938). According to P. Svetlov (1960, 1978), during the critical periods the determination of main developmental processes happens. In the opinion of P. Wareing and J. Philips (1978), successive developmental stages can be regarded as the process, during the critical points of time and space taking place the switching on alternative ways, and the organism parts are determined concerning further differentiation. Regarded in that light, separate developmental moments are connected with the reorganization of the integral mechanisms, occurring during critical periods (Tokin, 1987).

In the plant embryology the notions «critical period» (Batygina, 1974; Batygina et al., 1992) and «critical stage» (Vasilyeva et al., 1987) were used. On the basis of morphogenetic correlations and the data on the dynamics of starch, tannins and total proteins during ovule and seed development some common and taxon-specific critical periods were distinguished. The common critical periods for crassinucellate ovules are: megasporocyte before meiosis, mature embryo sac, zygote, globular embryo with embryoderm, early organogenesis, late organogenesis, mature seed (Batygina et al., 1992). On the basis of morpho-physiological correlations in the development of embryo, seed coat, pericarp and receptacle, a number of critical stages in the seed formation of *Nelumbo nucifera* were established: formation of zygote; blastomerization (=proembryonal phase) — from the division of zygote to the formation of embryoderm; initiation of cotyledons and shoot apex; formation of the first leaf primordium of plumule, the vascular system in the cotyledons, the root apex; formation of the second leaf primordium of plumule; formation of the first leaf blade of plumule; formation of the third leaf primordium of plumule and formation of the second leaf blade of plumule (Vasilyeva et al., 1987).

In our investigations we previosly used the terms «critical points» (Shamrov, 1990, 1991) and «critical stages» (Shamrov, Nikiticheva, 1992; Shamrov, Anisimova, 1993a, b; Shamrov, 1995, 1996, 1999a). The morphogenetic and morpho-physiological correlations during the development of reproductive structures composed the basis for their singling out. It should be noted that in the ovule and seed examined an experiment, which corroborates the sensitivity to unfavorable factors of the environment, does not always carry out. The stages, when great changes in ovule and seed organization and in the function of their structures have taken place, and those, which are sensitive to some influences («critical stages») are shifted in the time. Owing to we can distinguish «stages of structural-functional reorganization» of short duration and more prolonged «periods» with a relatively constant character of developing structures in ovule and seed development.

Ovule and seed functioning as integral systems is provided by the character of nutritive substance transport into them. The receptacle, ovary wall and placenta are the main sources of nutrients for an ovule. Chalaza is the first portion of the ovule to show the presence of nutrients, since the vascular bundles end here in many taxa. Subsequently the nutrients are transported to different reproductive and somatic tissues of the ovule by the activites of different specialized tissues: hypostase, podium, postament, endothelium haustoria (Shamrov, 1998, 1999b, 2000, 2002).

Earlier we studied some structural and histochemical aspects of developing ovule in several species belonging to various families and noted differences in their structure (Shamrov, 1990, 1991, 1995, 1999a; Shamrov, Nikiticheva, 1992; Shamrov, Anisimova, 1993a, b). The dynamics of some metabolites (proteins, carbohydrates, including starch and dextrins in the cytoplasm; insoluble polysaccharides, and lignin in the cell wall; tannins in the vacuoles) and character of metabolism in separate ovular tissues were suggested as indicators of metabolite flow (Shamrov, 2000). This paper analyses interrelations between the character of substance accumulation and structure of the ovular tissues during stages of structural-functional reorganization (crucial stages).

## Materials and methods

Three species were studied: *Gentiana cruciata* L. (*Gentianaceae*), *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) and *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. (*Juncaceae*). The material was collected in 1989—1994 from different locations: the Leningrad region of Russia (*G. conopsea*) and Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute in St. Petersburg, Russia (*G. cruciata, L. pedemontana*).

Flower buds, flowers, and fruits of different stages were fixed by FAA and Carnoy-fixative (6 : 3 : 1 and 3 : 1). The material was embedded in paraffin, cut into sections of 10—12 μm thick and worked upon by methods described by M. N. Prozina (1960). The sections were stained with fuchsin-sulphuric acid, hematoxylin and alcian blue and also with gentian violet and orange (in clove oil). Some histochemical methods were used: pro-

TABLE 1

Characteristics of the developing ovule and seed in *Gentiana cruciata*

| Ovular features | Number of layers | Initiation time | Disappearance time | Seed features |
|---|---|---|---|---|
| **Tenuinucellate ovule** | | | | |
| Nucellus:<br>epidermal layer | 1 | MS | MT | Absent |
| **Unitegmic ovule** | | | | |
| Integument: | 8—10 | MS | Early globular embryo | Only exotesta |
| endothelium | 2 | Four-nucleate MG | Before zygote division | Absent |
| **Mesochalazal ovule** | | | | |
| Chalaza | 9—11 | MG | Late globular embryo | Only the outer epidermis |
| **Sessile ovule** | | | | |
| Funiculus | | Absent | | Absent |
| **Hypostase** | 1 | MS | Early globular embryo | » |
| **Vascular bundle** (procambial cells) | 2 | MT | Heart ambryo | » |

Note. MG — megagametophyte, MS — megasporocyte, MT — megaspore tetrad.

cion dye-stuffs for proteins (bright blue RS) and carbohydrates (bright red 2BS) (Ivanov, Litinskaya, 1967); PAS reaction for cytoplasmic insoluble polysaccharides like as dextrins and starch, and IKI reaction for starch; phlorogluc inol solution in 20 % hydrochloric acid for lignin; sudan III for total lipids of cell walls and ferric chloride 1 % solution in 0.1 N hydrochloric acid for tannins of cell vacuole (Jensen, 1962). The levels of substance content in the cells of different tissues are shown symbolically as follows: very high (++++), high (+++), average (++), low (+), lacking (0).

## Results

All species investigated have the paracarpous gynoecium and anatropous ovules. However, they differ in the structure, dynamics of some plastic substance distribution and also in number and characterictics of stages of structural-functional reorganization (briefly, stages) during the development. In this paper we give only the part of our illustrations. For a complete notion of processes, occurring in the ovule and seed, see also I. Shamrov (2000). Below for each species studied we made characteristics, including the list of main ovular structures, their initiation and disappearance time and presence in the mature seed.

### *Gentiana cruciata* (table 1)

There we indicate peculiarities in gynoecium and ovule organization of *G. cruciata*. The gynoecium consists of two carpels. The ovary is superior and unilocular. Six vascular bundles are formed in its wall. Small bundles branch off of these to enter placentae without penetrating ovules. The ovular primordia are developed on four parietal placentae. The archesporial cell transforms into a megasporocyte without cutting off the parietal cell. The megaspore tetrad is linear. The megagametophyte develops from the chalazal megaspore

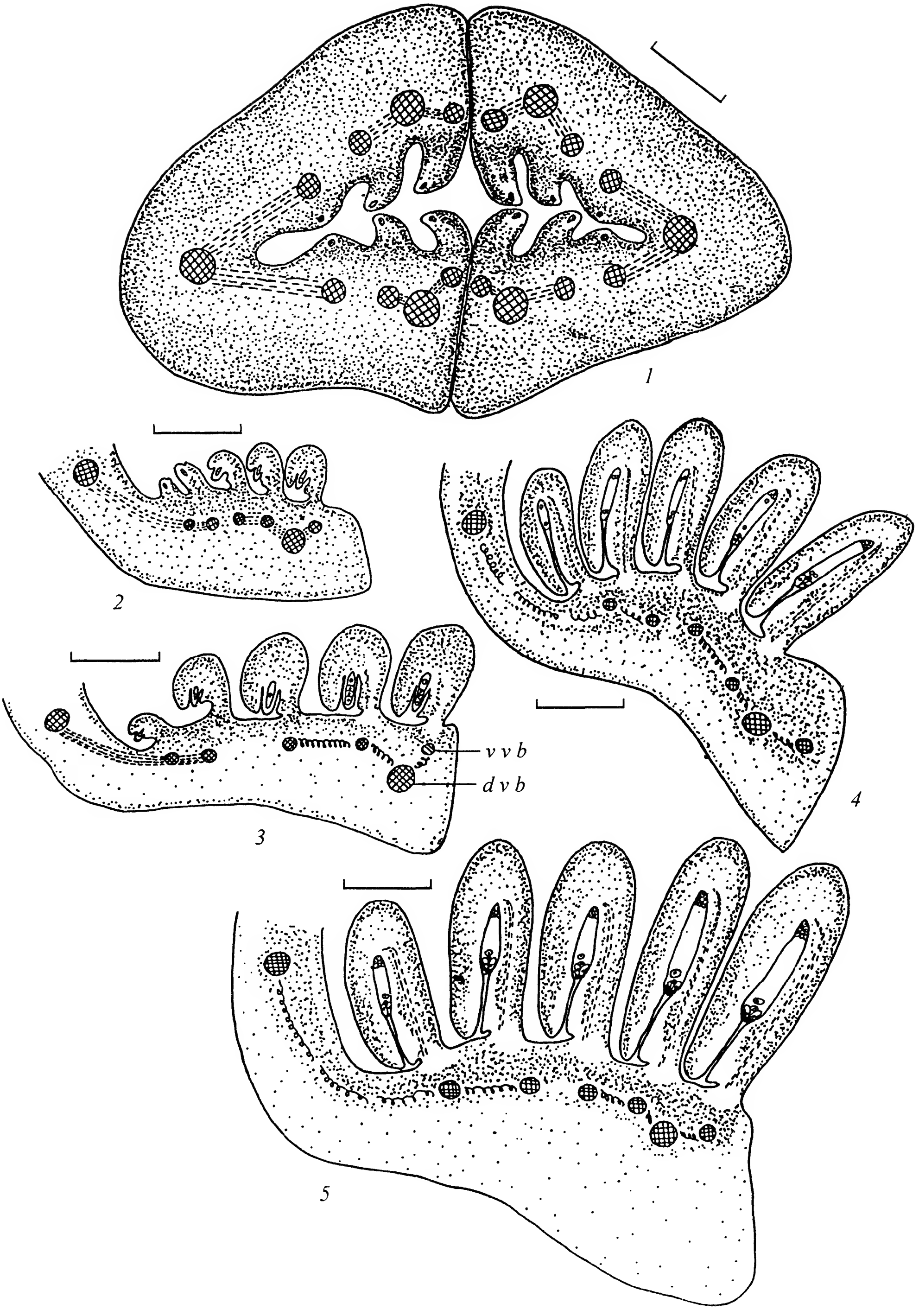


Fig. 1. *Gentiana cruciata*, starch accumulation in the ovary, placenta and developing ovules.

*1* — cross section of the ovary with ovular primordia; *2, 3* — ovary, placenta and ovules during megasporogenesis; *4, 5* — these structures during megagametophyte development. Starch is shown as dots of different density. *d v b* — dorsal vascular bundle, *vvb* — ventral vascular bundle. Bars: *1* — 0.1 mm; *2, 3* — 0.2 mm; *4, 5* — 0.3 mm.

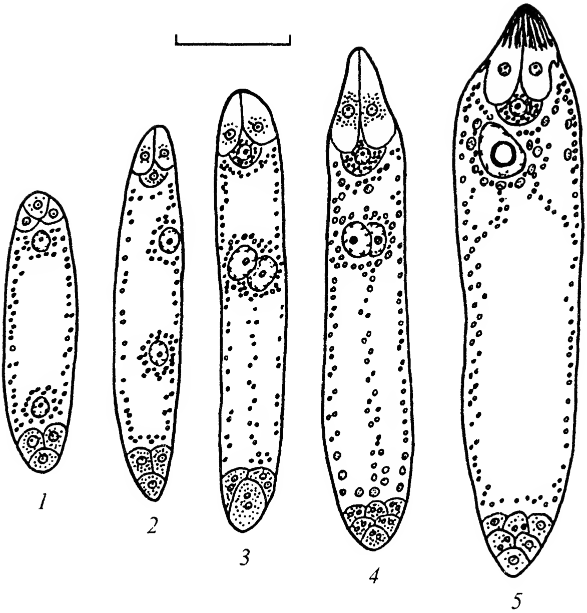


Fig. 2. *Gentiana cruciata*, starch accumulation in the developing megagametophyte. In the cells starch is seen as grains. Bar: 0.05 mm.

following the Polygonum type. The endosperm is nuclear. The embryo develops by Solanad type. In mature seed it is small but is well-differentiated into organs (Figs. 1, *1*; 2—4).

On the basis of the structural and histochemical studies of *G. cruciata* some periods and stages in ovule and seed development were established. We could distinguish the following periods: 1st — ovule initiation on the placenta (Fig. 1, *1*; 3, *1*), 2nd — formation of ovular primordium and axial row of cells under megasporocyte in it (Figs. 1, *1, 2*; 3, *3*), 3rd — formation of the main ovule structures (integument, nucellus, chalaza and hypostase) and linear tetrad of megaspores (Figs. 1, *3*; 3, *5—10*), 4th — total destruction of nucellar cells and endothelium formation (Figs. 1, *4*, *5*; 4, *10—15*), 5th — fertilization, first nuclear divisions in the endosperm and beginning of cell destruction in the tapetum, 6th — onset of cellularization in the endosperm and almost total destruction of the endothelium and hypostase, 7th — completing of endosperm cellularization and beginning of cell destruction in integumental parenchyma, 8th — almost total cell destruction in integumental parenchyma and chalaza.

In comparison with the periods, the stages present the time intervals characterized by structural-functional reorganization in the development of the megagametophyte, embryo and surrounding structures of the ovule, seed and fruit.

Archesporial cell (stage 1). Starch and protein accumulation in the placenta cells. The archesporial cell has a lot of starch grains and no proteins, as in the surrounding cells (Figs. 1, *1*; 3, *2*).

Megasporocyte before meiosis (stage 2). Accumulation of a lot of starch in the ovary wall and proteins in placenta. The starch is localized mainly in the basal part and proteins — in the apical part of the ovular primordium. In the cells of axial row intensive reaction for dextrins appears. In the cytoplasm of the megasporocyte the number of starch grains decreases and proteins begin to accumulate. The cell walls of the megasporocyte show callose. In the epidermal cells of the apical part of the ovular primordium starch is absent but there are proteins (+++). Some of these cells become the integument initials (Figs. 1, *2*; 3, *4*).

Megaspore tetrad (stage 3). Formation of rows of procambial cells in funicular part of the raphe and beginning of nucellus degeneration. Almost total disappearance of starch

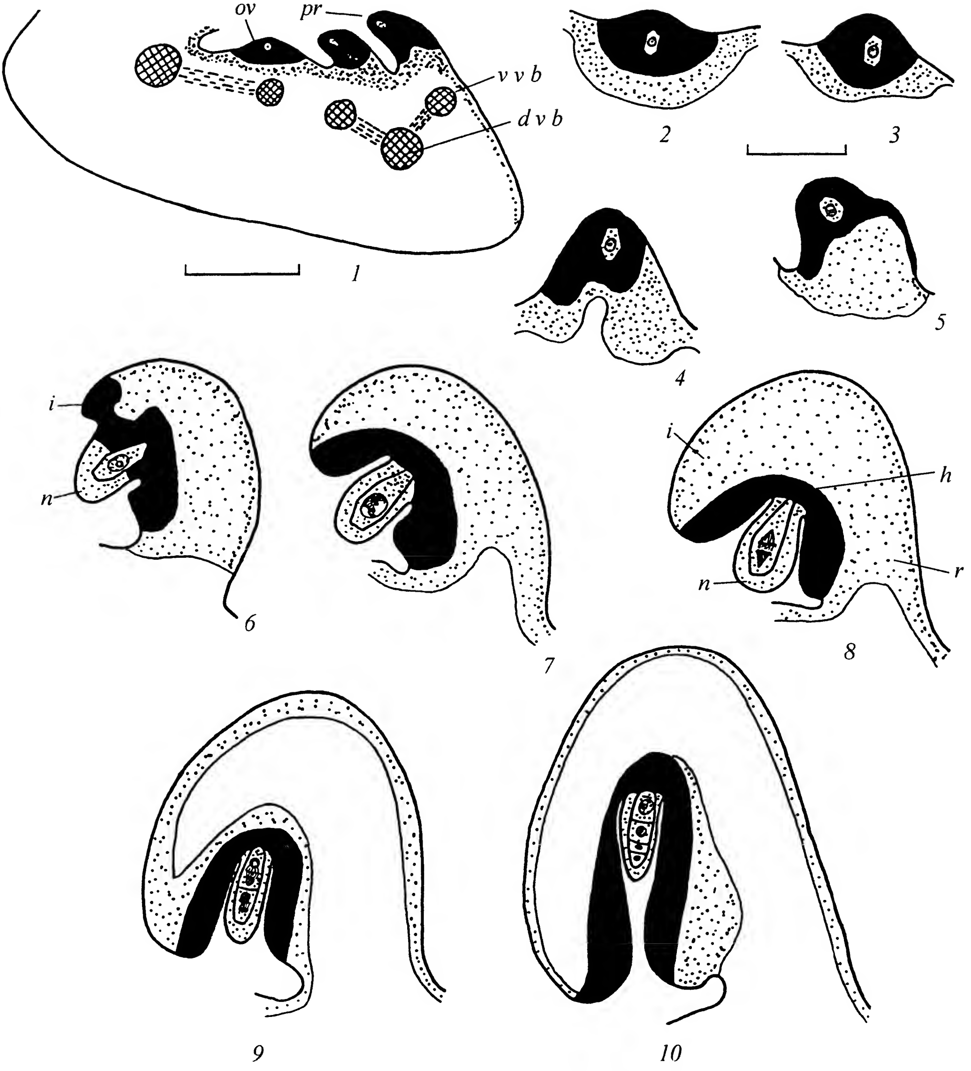


Fig. 3. *Gentiana cruciata*, protein accumulation in the developing ovule at early stages.

High level of protein is shown as dark, average level — as dots and low lewel — as white. *h* — hypostase, *i* — integument, *n* — nucellus, *ov pr* — ovular primordia, *r* — raphe. Other abbreviations as in Fig. 1. Bars: *1* — 0.2 mm, *2—10* — 0.1 mm.

from adaxial side of the ovary wall and of proteins from placenta. The majority of cells of the ovule have a lot of starch grains. The proteins are accumulated only in the hypostase and inner epidermis of integument. Dextrines (+++) are seen in the cells of the basal part of the raphe and of degenerating nucellus. The megaspores, especially chalazal one, have much starch and show a weak reaction for proteins (Figs. 1, *3*; 3, *10*).

Developing megagametophyte (stage 4). Increasing of starch grain number in the ovary wall near placentae. Starch completely disappears from the cells of endothelium, integumental parenchyma and chalaza. This process is accompanied by growing of dextrin content level in the hypostase cells (from ++ to +++). In the cells of endothelium dextrines begin to accumulate (+) and the reaction product for proteins diminishes (from ++++ to ++). In the developing megagametophyte starch and proteins are observed. During megagametophyte maturation starch disappears from synergids and antipodals and protein content decreases in antipodals (from +++ to +). In mature megagametophyte starch is localized

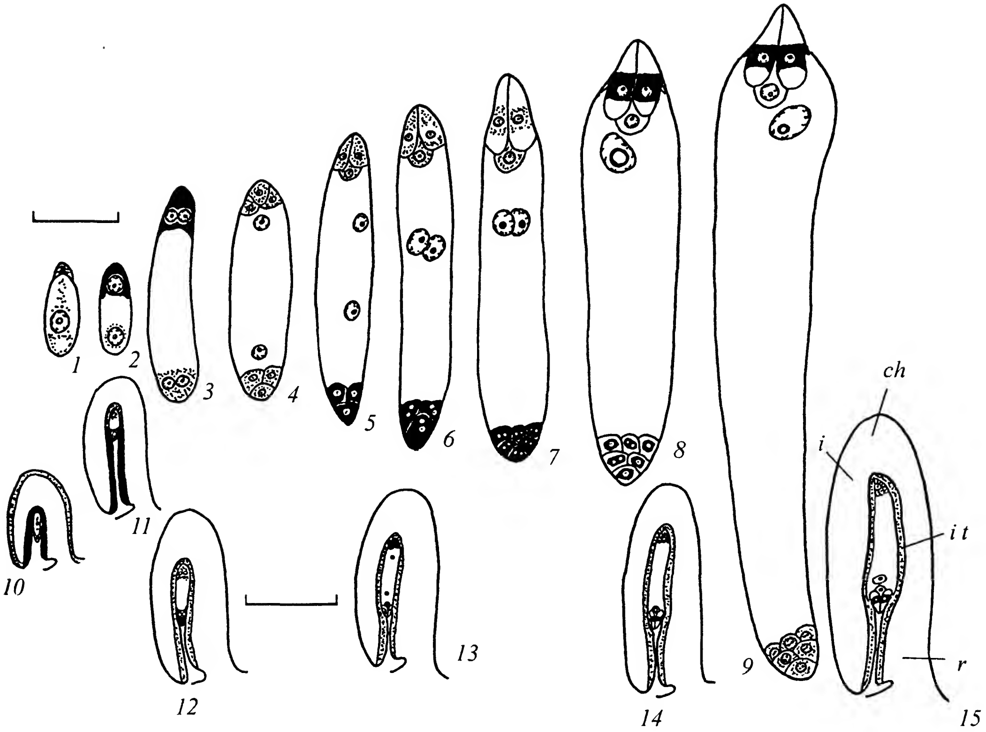


Fig. 4. *Gentiana cruciata*, protein accumulation in the developing ovule at last stages.
*ch* — chalaza, *it* — integumentary tapetum. Other abbreviations as in Figs. 1, 3. Bars: *1—9* — 0.05 mm; *10—15* — 0.3 mm.

preferably in the central cell and egg cell and proteins — in synergids (Figs. 1, *4*, *5*; 2; 4, *1—15*).

Zygote (stage 5). Starch is absent in the majority of ovule cells, besides epidermis. In zygote, compared with egg cell, the amount of starch increases. Starch begins to accumulate around the endosperm nuclei.

Early globular embryo (stage 6). Starch disappears from the epidermal cells of the integument and this process is accompanied by accumulation of polysaccharide mucilage in the cytoplasm. In endosperm the content of starch grows.

Late globular embryo (stage 7). Proteins appear in the endosperm.

Mature embryo (stage 8). There is a lot of starch and proteins in the endosperm.

### *Gymnadenia conopsea* (table 2)

Additional peculiarities in the gynoecium, ovule and seed of *G. conopsea* are the following. The gynoecium consists of three carpels. The ovary is inferior and unilocular. There are three dorsal and three ventral complex vascular bundles in the ovary wall from which three placental vascular strands of procambial cells emerge. The ovular primordia grow on three parietal placenta ridges (Figs. 5, *1*). The archesporial cell in *G. conopsea* does not divide and transforms directely into the megasporocyte. Megasporogenesis ends with the formation of linear, rarely T-formed megaspore tetrad (Figs. 5, *6—10*; 6, *1—5*). Megagametophyte is monosporic and develops from chalazal megaspore by modified Polygonum type. It has six nuclei and consists of egg cell, two synergids, central cell with two polar nuclei and one antipodal cell (Figs. 6, *6—8*). Endosperm is very reduced (Figs. 6, *9*, *10*). The nucleus of the primary endosperm cell does not divide further after fertilization. It re-

TABLE 2

Characteristics of the developing ovule and seed in *Gymnadenia conopsea*

| Ovular features | Number of layers | Initiation time | Disappearance time | Seed features |
|---|---|---|---|---|
| **Medionucellate ovule** | | | | |
| Nucellus: | | | | |
| epidermal layer | 1 | MS | Two-celled proembryo | Absent |
| postament | 1 | Meiosis onset | Early globular embryo | » |
| **Bitegmic ovule** | | | | |
| Inner integument | 2 | MS | Also | » |
| Outer integument | 2 | Meiosis onset | » | Only exotesta |
| **Leptochalazal ovule** | | | | |
| Chalaza | 2—3 | Meiosis onset | Mature MG | Only the outer epidermis |
| **Funicular ovule** | | | | |
| Funiculus | 3 | Meiosis onset | Early globular embryo | Only the lower portion |
| **Hypostase** | 2 | MS | MG following cellularization | Absent |
| **Vascular bundle** | | Absent | | |

Note. MG — megagametophyte, MS — megasporocyte.

mains during early embryogenesis (Figs. 7, *1*; 8, *1*, *3*), and up to the stage of mature seed this cell degenerates. The embryogenesis in species under study corresponds to Onagrad type. In the mature seed the embryo is globular and is not differentiated into organs (Figs. 7, *1—11*; 8, *1—11*).

The ovule and seed of *G. conopsea* are characterized by a more dynamic system of developmental structures and fluctuated property of substance accumulation in them, and that is why they have more stages of structural-functional reorganization as a result. It turns out to be very diffucult to distinguish periods in their development.

Archesporial cell (stage 1). The initiation of ovular primordia. First, the substances are accumulated in the ovary wall of *G. conopsea*: starch grains around the vascular bundles, and proteins in placental ridges (Figs. 5, *1*). Gradually starch grains begin to appear in the placenta (++), but proteins and dextrines are seen in ovular primordium proper (+++), including the archesporial cell (++++) (Figs. 5, *2—6*).

Megasporocyte before meiosis (stage 2). Differentiation of ovule structures, initiation of inner integument, postament and hypostase. In the apical and basal parts of the ovule starch (++) can be observed, but the middle part is characterized by high content of proteins and dextrines (+++). In the cytoplasm of the forming megasporocyte the protein content diminishes (from ++++ to ++), dextrines disappear and starch appears (++). In the envelope of megasporocyte the deposition of callose occurs (Figs. 5, *7—9*).

Megasporocyte at beginning of meoisis (stage 3). The outer integument begin to develop. In different structures of the ovule the specific distribution of investigated substances is observed. Starch is accumulated preferably in the funiculus and nucellar epidermis, whereas proteins are localized in outer integument, and dextrines — in the postament and hypostase. In the cytoplasm of the megasporocyte there is a lot of starch grains, the proteins moved to its chalazal part (Figs. 5, *10*; 6, *1*).

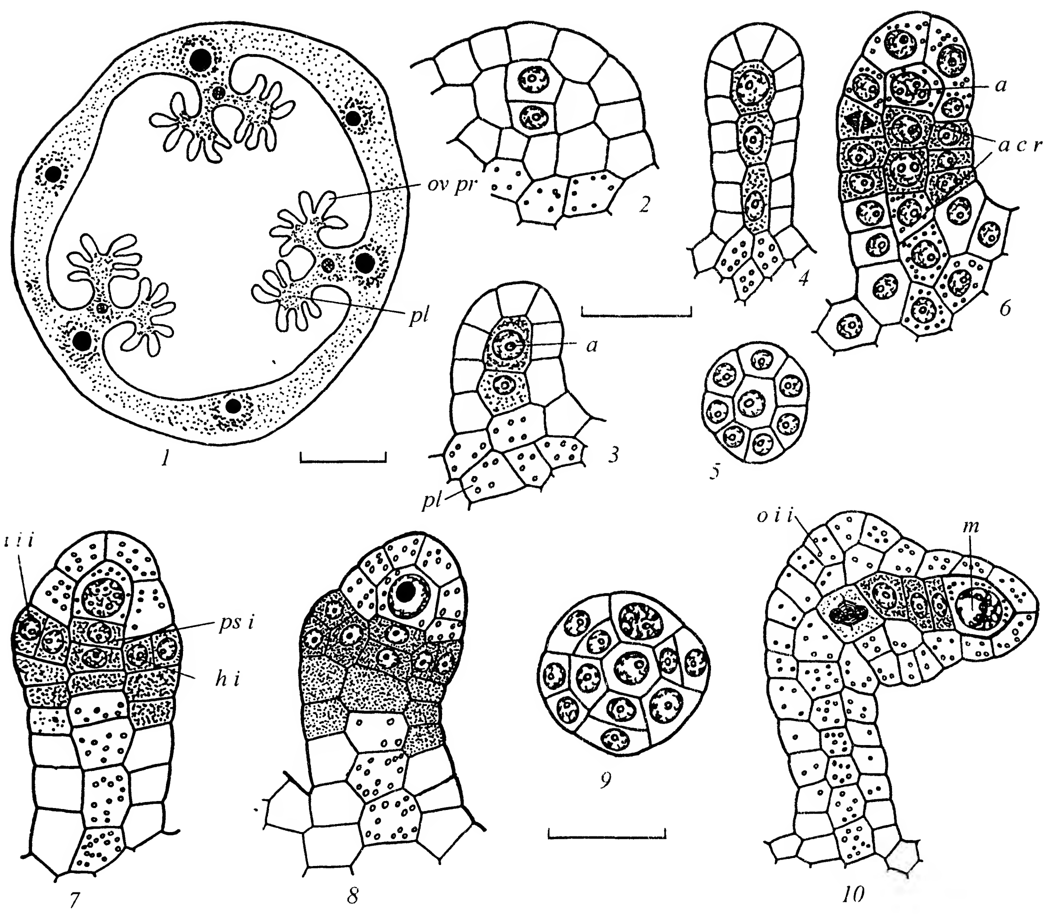


Fig. 5. *Gymnadenia conopsea*, insoluble polysaccharide dynamics during ovule development.

*1* — cross section of developing ovary; *2—4* — ovule arising on the placenta; *6* — ovular primordium, *7, 8, 10* — differentiation of the integuments, hypostase and postament in the ovule at the beginning of megasporogenesis; *5, 9* — cross sections of the ovule at the stages, as in *4, 8*. In the cells starch, dextrines and callose are seen as grains, dots and thick dark lines, respectively. *a* — archesporial cell, *a c r* — axial cell row, *h i* — hypostase initials; *i i i* — inner integument initials; *m* — megasporocyte: *o i i* — outer integument initials, *pl* — placenta; *ps i* — postament initials. Other abbreviations as in Figs. 1, 3, 4. Bars: *1* — 0.2 mm; *2—10* — 0.03 mm.

Functional megaspore (stage 4). Substance redistribution in the ovule structures is found. Starch decreases in the cells of the nucellar epidermis (from ++ to +) and dextrines appear (+) and the protein content grows (from ++ to +++) in these cells. The level of proteins diminishes in both integuments (from +++ to +). Starch disappears from megaspore chalazal part and the proteins and dextrines are accumulated there (Figs. 6, *4*, *5*).

Megagametophyte following cellularization (stage 5). The hypostase cells begin to deteriorate. The number of starch grains diminishes in somatic tissues of the ovule. Starch competely disappears from the megagametophyte and the proteins and dextrines are localized there.

Mature megagametophyte (stage 6). Total destruction of the hypostase outer layer. In the mature megagametophyte proteins and dextrines are present in the antipodal, apical part of the egg cell and in the middle part of synergids (Figs. 6, *9*).

Zygote and primary cell of the endosperm (stage 7). The cells of the nuclear epidermis are compressed. They lose starch and the dextrine content diminishes in them (from +++ to ++). Starch disappears from the cells of the inner untegument and its amount decreases in the funiculus (form ++ to +). This substance is observed in the zygote, primary cell of the endosperm and intact synergid (Figs. 7, *1*; 8, *1*).

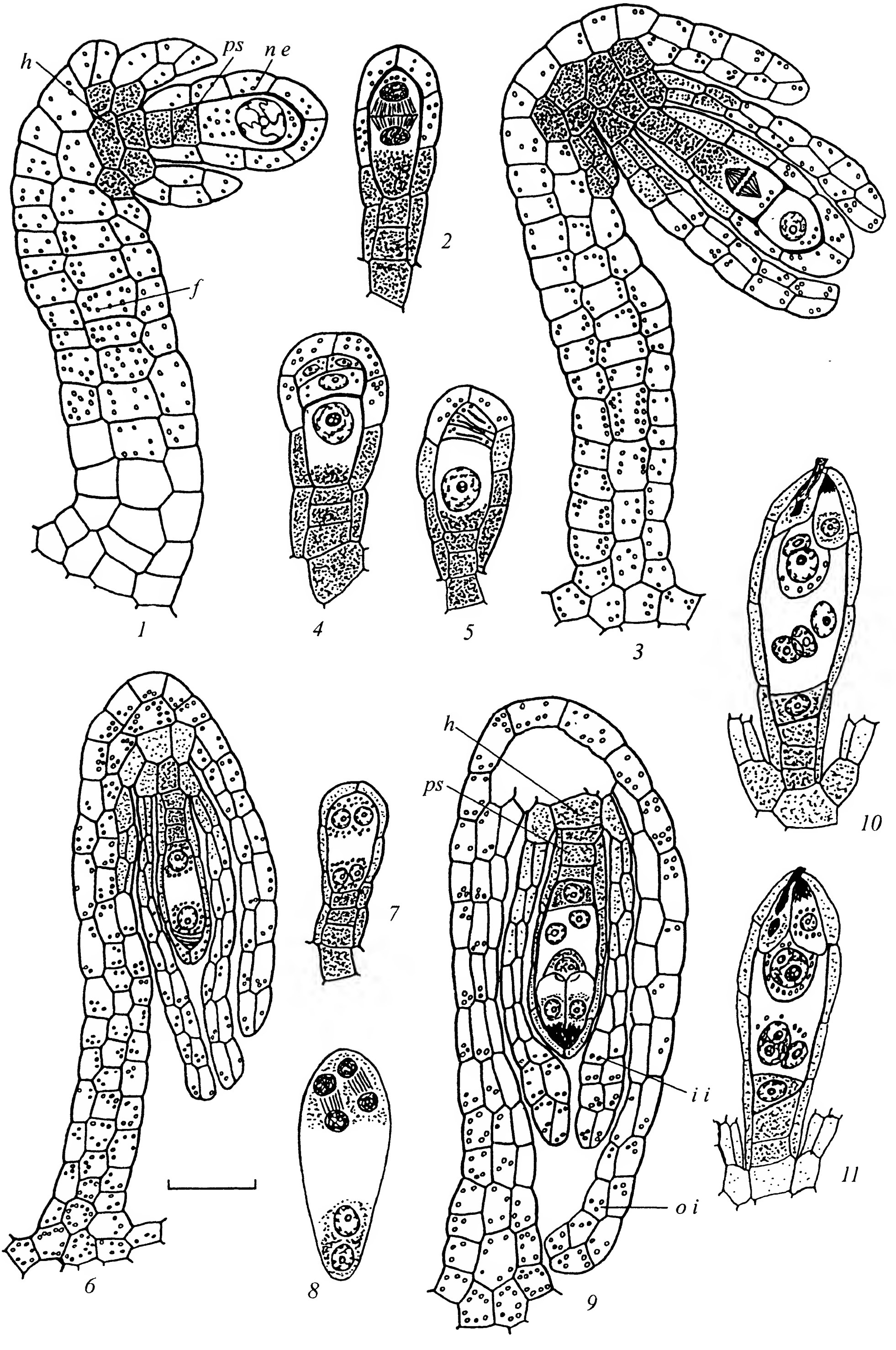


Fig. 6. *Gymnadenia conopsea*, insoluble polysaccharide dynamics during ovule development.

*1* — ovule at the megasporocyte stage; *2—5* — megasporogenesis; *6—8* — megagametophyte development, destruction of the hypostase in the ovule before fertilization; *9, 10* — double fertilization. *f* — funiculus, *i i* — inner integument, *n e* — nucellar epidermis, *o i* — outer integument, *ps* — postament. Other abbreviations as in Figs. 1, 3—5. Bars: *1—5* and *6—10* — 0.03 mm.

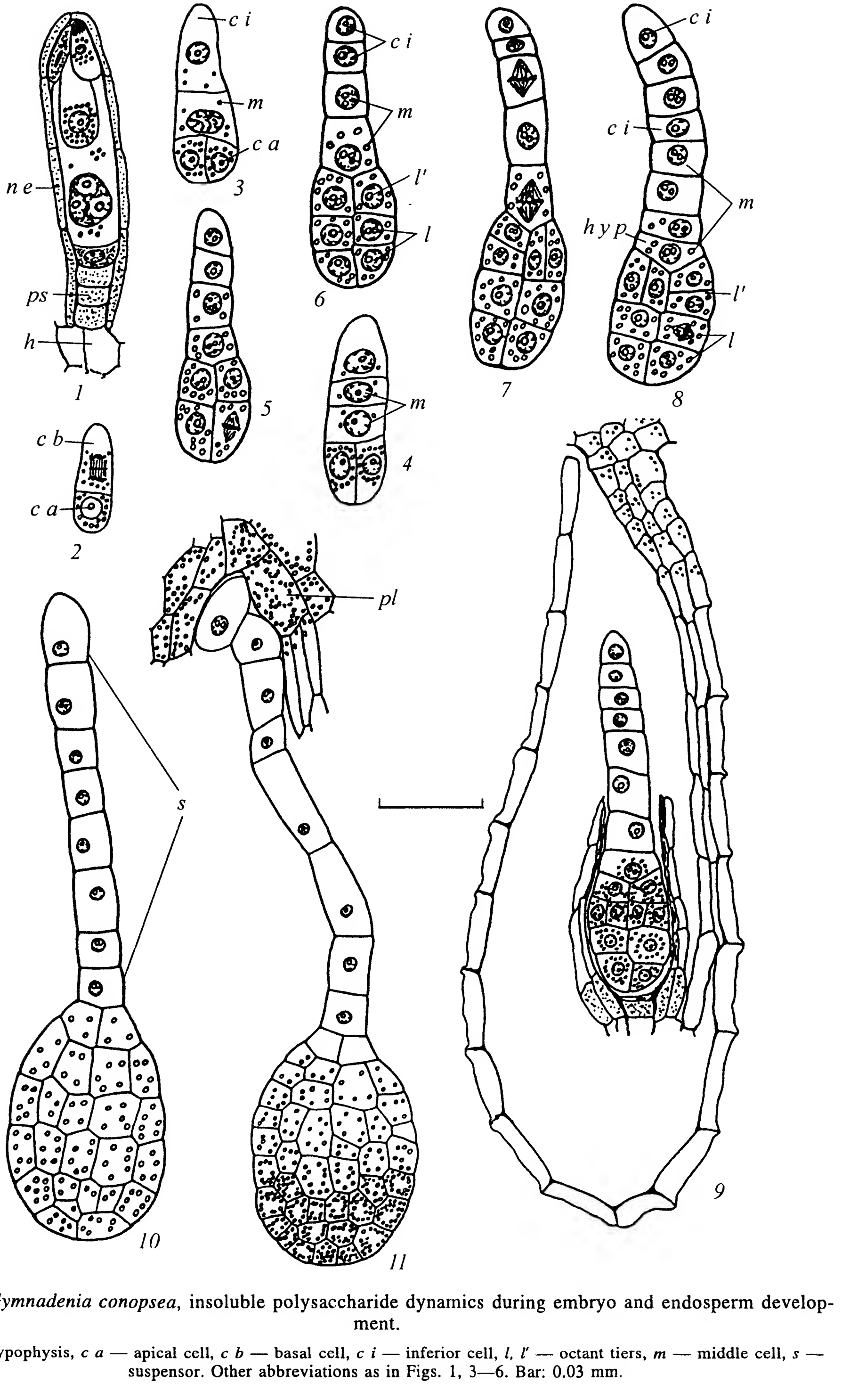


Fig. 7. *Gymnadenia conopsea*, insoluble polysaccharide dynamics during embryo and endosperm development.

*hyp* — hypophysis, *c a* — apical cell, *c b* — basal cell, *c i* — inferior cell, *l*, *l'* — octant tiers, *m* — middle cell, *s* — suspensor. Other abbreviations as in Figs. 1, 3—6. Bar: 0.03 mm.

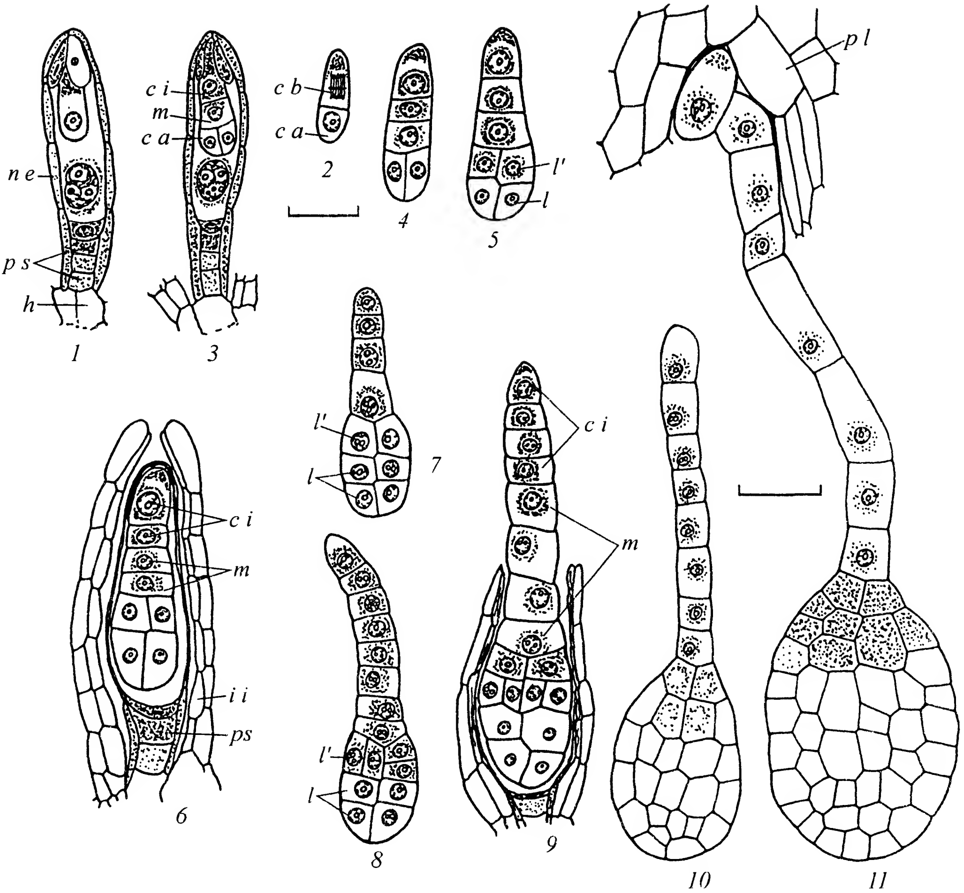


Fig. 8. *Gymnadenia conopsea*, protein dynamics during embryo and endosperm development. Protein amount is shown as dots of different density. Abbreviations as in Figs. 1, 3—7. Bar: 0.03 mm.

Two-celled proembryo (stage 8). The cells of the nucellar epidermis and hypostase inner layer begin to degenerate, but in the former the level of protein grows (from ++ to +++). In the postament the dextrine amount diminishes (from ++ to +). Starch presents in both cells, and the proteins are found in the basal cell of the proembryo (Figs. 7, *2*; 8, *2*).

Octant stage of the proembryo (stage 9). Total cell destruction of nucellar epidermis and hypostase. Starch is not seen in the outer integument. In the proembryo the proteins are localized preferably in the derivatives of the basal cell, and starch — in the derivatives of the apical cell (Figs. 7, *5—7*; 8, *5—7*).

Early globular embryo (stage 10). The cells of the postament and inner integument have been destroyed. The proteins begin to appear in the lower derivatives of the apical cell (Figs. 7, *8—10*; 8, *8—10*).

Late globular embryo (in the mature seed) (stage 11). The cells of the inner epidermis of the outer integument are destroyed. The proteins are present in the suspensor, lower derivatives of the apical cell, but starch — in the upper derivatives of the latter, and in the placenta (Figs. 7, *11*; 8, *11*).

Thus, based on the results of the structural and histochemical investigations, eleven stages of structural-functional reorganization in the development of the ovule and seed of *G. conopsea* were revealed (Fig. 9). The metabolite contents, as well as the developmental characteristics of different structures are very specific for each stage. Desplite the fact that the ovule and seed are characterized by high reduction of the majority of structures, those structures exist very long and show high metabolitic activities.

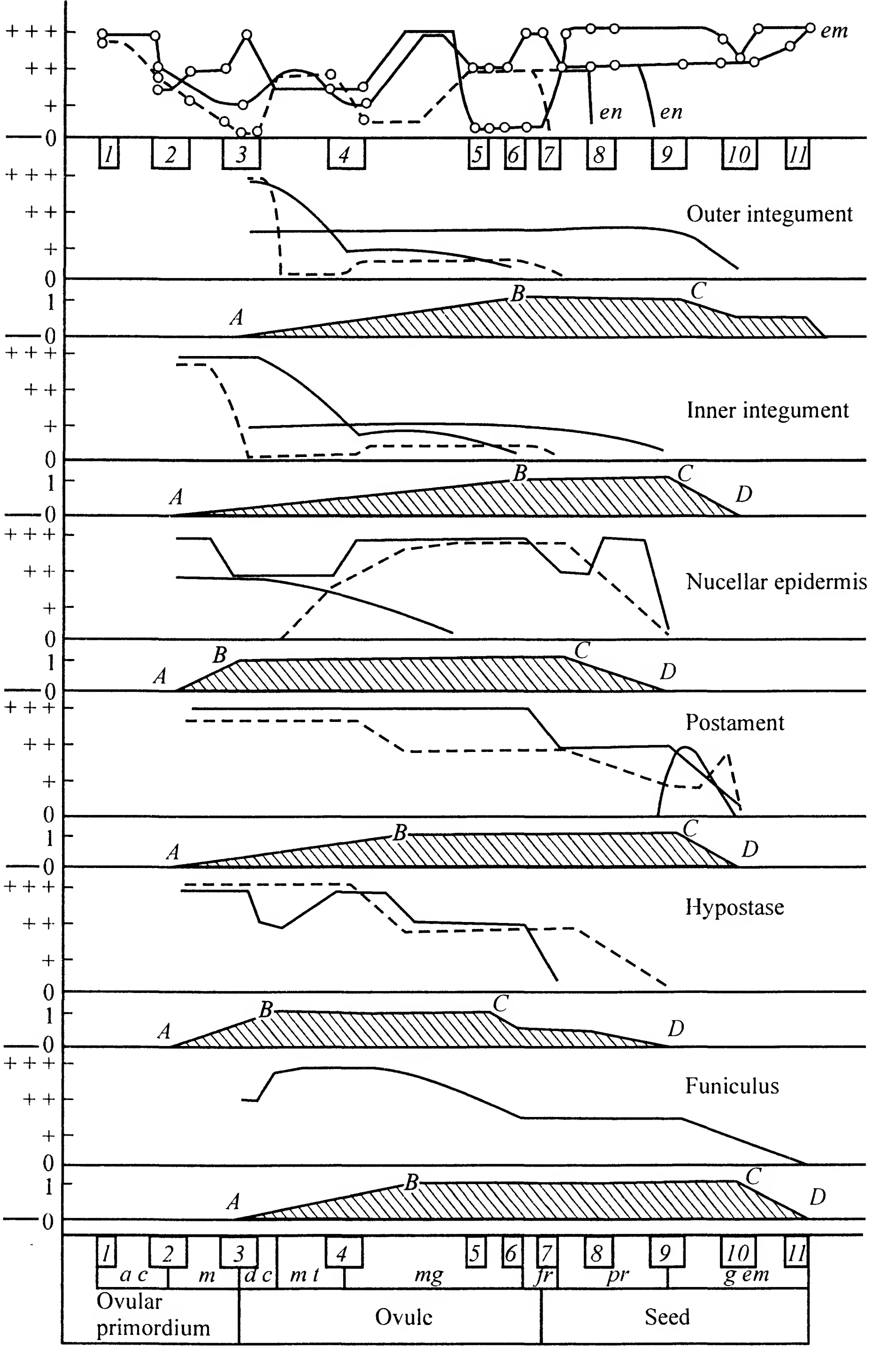


Fig. 9. *Gymnadenia conopsea*, protein and insoluble polysaccharide dynamics during ovule and seed development.

In the upper part, the embryonal structures are presented from the archesporial cell to mature embryo and endosperm. *1—11* — stages of structural-functional reorganization; 0, +, ++, +++ — levels of storage substances: starch as thick line, proteins as thin line, dextrines as dotted line; 0—1 — levels of developing structures; *A—D* — relative time of arising (*A*), maximal development (*B*), on set of degeneration (*C*) and total disappearance (*D*) of different structures. ***a c*** — archesporial cell, ***d c*** — dyad of cells, ***em*** — embryo, ***en*** — endosperm, ***fr*** — fertilization, ***g em*** — globular embryo, ***m*** — megasporocyte, ***mg*** — megagametophyte, ***mt*** — megaspore tetrad, ***pr*** — proembryo. Stages of development are on absciss axis, and levels of developing structures and of substance content are on ordinate axis.

## *Luzula pedemontana* (table 3)

Additional peculiarities in the gynoecium, ovule and seed of *L. pedemontana* are the following. The gynoecium consists of three carpels. The ovary is superior and unilocular. The ovular primordia develop on an overhanging parietal placentae at the base of the ovary (so-called basal placentation). One vascular bundle enters an ovule from the placenta (Figs. 10, *1—4*). Archesporium is one-, rarely two-celled. It transforms into megasporocyte with cutting off the parietal cell. Meiosis ends by formation of linear tetrad. The embryo sac develops by Polygonum type. The endosperm is helobial. Its chalazal cell persists up to early globular embryo (Figs. 11—13). Embryogenesis conforms to Onagrad type. Mature embryo is small, egg-shaped, and well differentiated into organs (Fig. 14).

Structural-histochemical analysis revealed some peculiarities in the dynamics of the structures and metabolite characteristics during ovule and seed development in *L. pedemontana*. The ovule and seed in this species are more complex systems (more constituent elements, very massive structures and tissues) than in *Gymnadenia conopsea*. We could distinguish the stages, as well as the periods, in their development. The latter are the following: 1st — ovular primordium formation, 2nd — initiation of ovular structures during the sporogenous cell formation, 3rd — formation of ovular structures (two integuments, nucellus, chalaza and hypostase) during the sporogenous cell transformation into the megaspo-

TABLE 3

Characteristics of the developing ovule and seed in *Luzula pedemontana*

| Ovular features | Number of layers | Initiation time | Disappearance time | Seed features |
|---|---|---|---|---|
| | | **Crassinucellate ovule** | | |
| Nucellus: | | | | |
| parietal tissue | 5—6 | SC | Late globular embryo | Absent |
| lateral region | 9—10 | SC | Also | » |
| postament | 5—6 | Meiosis onset | Early globular embryo | » |
| podium | 4—5 | » » | Maturating embryo | Only upper portion |
| epidermal layer | 1 | SC | | Persists |
| nucellar cap | 2 | Zygotogenesis | | Persists as epistase |
| | | **Bitegmic ovule** | | |
| Inner integument | 2 | SC | Two-celled proembryo | Only the inner epidermis persists |
| operculum | 3 | MT | Four-celled proembryo | Absent |
| Outer integument | 4—5 | SC | | All cell layers persist |
| | | **Mesochalazal ovule** | | |
| Chalaza | 13—17 | SC | | Also |
| | | **Sessile ovule** | | |
| Funiculus | | Absent | | Absent |
| **Hypostase** | 8—9 | SC | | All cell layers |
| **Vascular bundle** | 8—10 | Mature MG | | Also |

Note. MG — megagametophyte, MS — megasporocyte, MT — megaspore tetrad, SC — sporogenous cell.

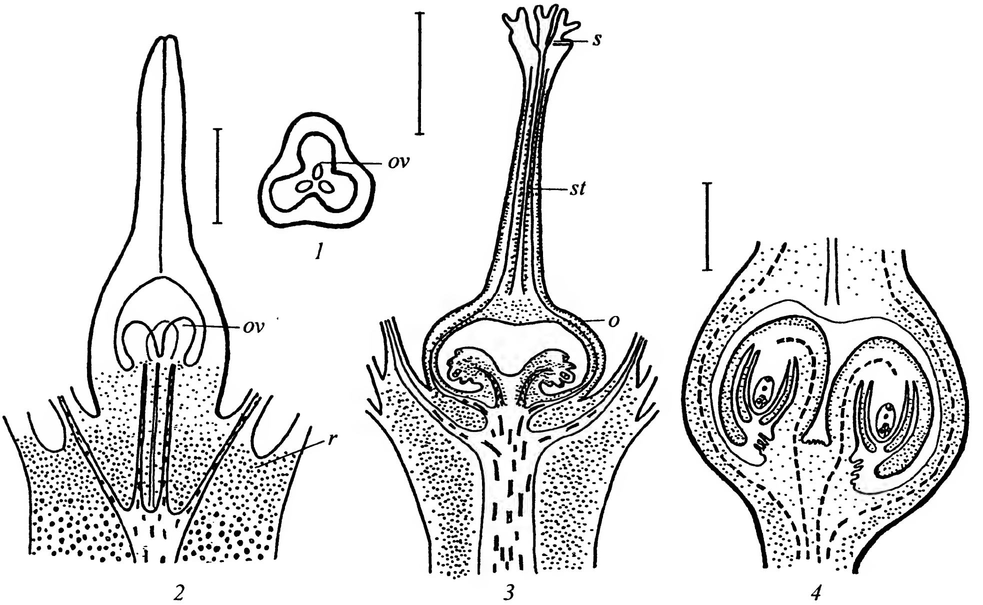


Fig. 10. *Luzula pedemontana*, starch accumulation in the ovary, placenta and developing ovules.

*1* — cross section of developing ovary with 3 ovules; *2* — longitudinal section of receptacle and carpel with developing ovules; *3* — these structures at the megasporocyte stage; *4* — ovary before fertilization. *o* — ovary, *ov* — ovule, *r* — receptacle, *s* — stigma, *st* — style. Other abbreviations as in Figs. 1, 3—8. Bars: *1*, *2* — 0.1 mm; *3* — 0.3 mm; *4* — 0.2 mm.

rocyte, 4th — initiation of the podium and postament in the nucellus at the onset of meiosis, 5th — podium and postament formation during the competion of megasporogenesis, 6th — specialization of different tissues (the vascular bundle and placental obturator) during coenocytic phase of megagametophyte development, 7th — fertilization and first nuclear divisions in the endosperm, 8th — completion of nuclear divisions in endosperm, destruction of the cells of outer epidermis of the inner integument and initial lignification in the hypostase, 9th — onset of cellularization in the endosperm, destruction of the nucellar cells of the postament and those around the chalazal chamber of the helobial endosperm and transformation into the sclerenchyma of the cells of the chalaza and raphe around vascular bundle, 10th — completion of cellularization in the endosperm and almost total destruction of the nucellus, except for epidermal layer, podium and parietal tissue, 11th—maturation of the seed and cell destruction of the apical part of the podium.

The stages of structural-functional reorganization in ovule and seed development of *L. pedemontana* are:

Archesporial cell (stage 1). Starch presents in the receptacle (++++) and at the base of the ovary (+++) (Figs. 10, 2). Proteins (+++) and dextrines (++) are localized in all tissues of the ovular primordium, but predominantly in its apical part, including archesporial cell (proteins and dextrines +++).

Sporogenous and parietal cells (stage 2). The level of protein remains high (+++) in the apical part of the ovule, where the nucellus, integuments and hypostase are formed and diminishes in the basal part (chalaza and raphe +), besides the bands of procambial cells (increases from ++ to +++). As far as dextrines the tendency to increasing of their level was observed in some structures (integuments, from ++ to +++) and to decreasing — in others (nucellus and hypostase, from ++ to +). In the sporogenous and parietal cells the dextrine content also diminishes in comparison with the archesporial cell (from ++ to +).

Megasporocyte before meiosis (stage 3). High level of protein content remains in the apical part of the ovules. The dextrine amount grows in the nucellus and hypostase (from + to +++), and, alternatively decreases in the integuments (from +++ to ++). The latter and

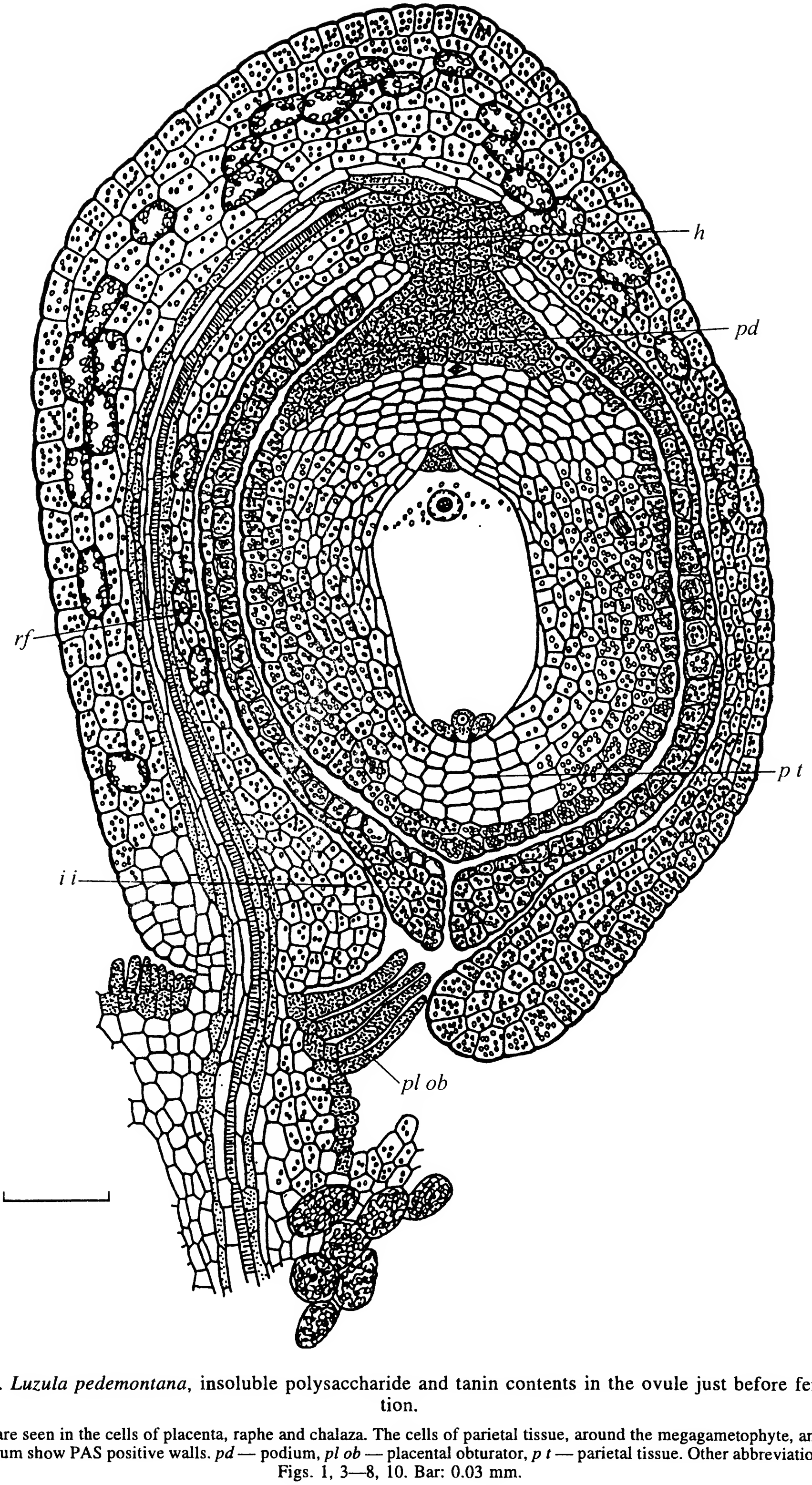


Fig. 11. *Luzula pedemontana*, insoluble polysaccharide and tanin contents in the ovule just before fertilization.

Tannins are seen in the cells of placenta, raphe and chalaza. The cells of parietal tissue, around the megagametophyte, and those near podium show PAS positive walls. *pd* — podium, *pl ob* — placental obturator, *p t* — parietal tissue. Other abbreviations as in Figs. 1, 3—8, 10. Bar: 0.03 mm.

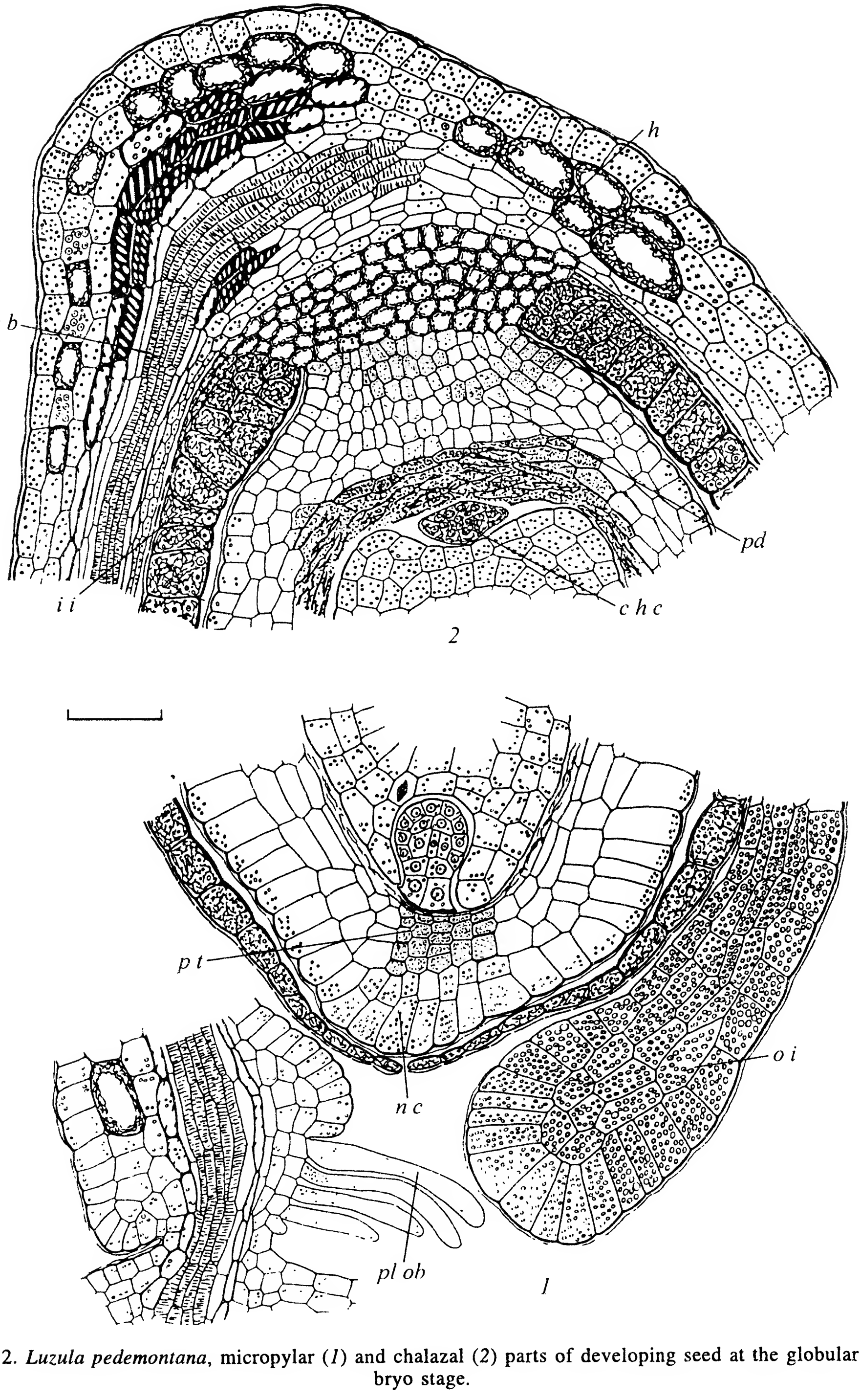


Fig. 12. *Luzula pedemontana*, micropylar (*1*) and chalazal (2) parts of developing seed at the globular embryo stage.

*ch c* — chalazal cell of the endosperm, *n c* — nucellar cap, *v b* — vascular bundle. Other abbreviations as in Figs. 1, 3—8, 10, 11. Bar: 0.03 mm.

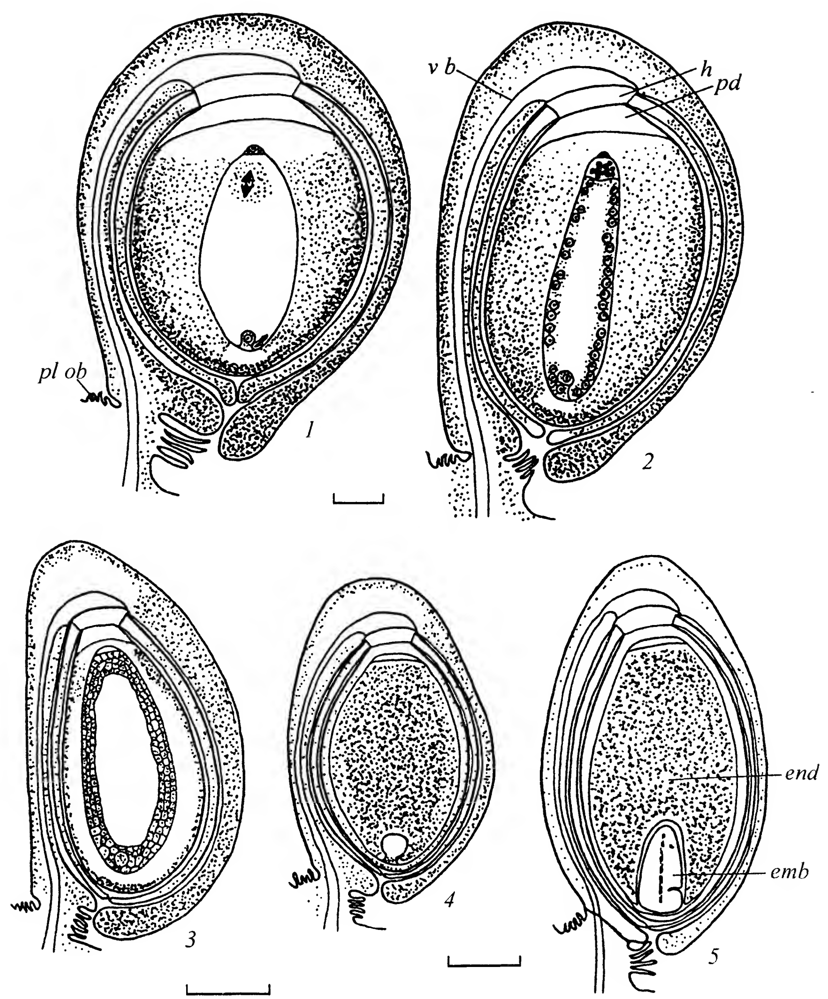


Fig. 13. *Luzula pedemontana*, starch dynamics in the developing seed.

*emb* — embryo, *end* — endosperm. Other abbreviations as in Figs. 1, 3—8, 10—12. Bars: *1, 2* — 0.1 mm; *3* — 0.5 mm; *4, 5* — 0.3 mm.

also raphe and chalaza have a few starch grains (+) (Fig. 10, *3*). Megasporocyte as a sporogenous cell is characterized by high level of proteins (+++) and low level of dextrines (+).

Megasporocyte at meiosis prophase I (stage 4). In some structures the content of some substances diminishes: proteins (outer integument 0, inner integument +, besides the apical part), dextrines (the basal region of the nucellus ++, in its other regions 0). In the dividing megasporocyte the proteins are predominantly accumulated in its middle part (+++), but dextrines are distributed all over the cytoplasm (+++).

Functional megaspore (stage 5). Proteins and dextrines are accumulated preferably in the podium, postament, hypostase and procambial cells of the raphe (proteins +++, dextrines ++, exept hypostase, where +++), whereas starch — in the integuments, chalaza, raphe and the apical part of the nucellus (+), and tannins — in some cells of the chalaza and raphe. The polarity in distribution of proteins and dextrines in the chalazal megaspore remains in the megasporocyte, and the content of these substances is equal at both poles of the megagametophyte (+++).

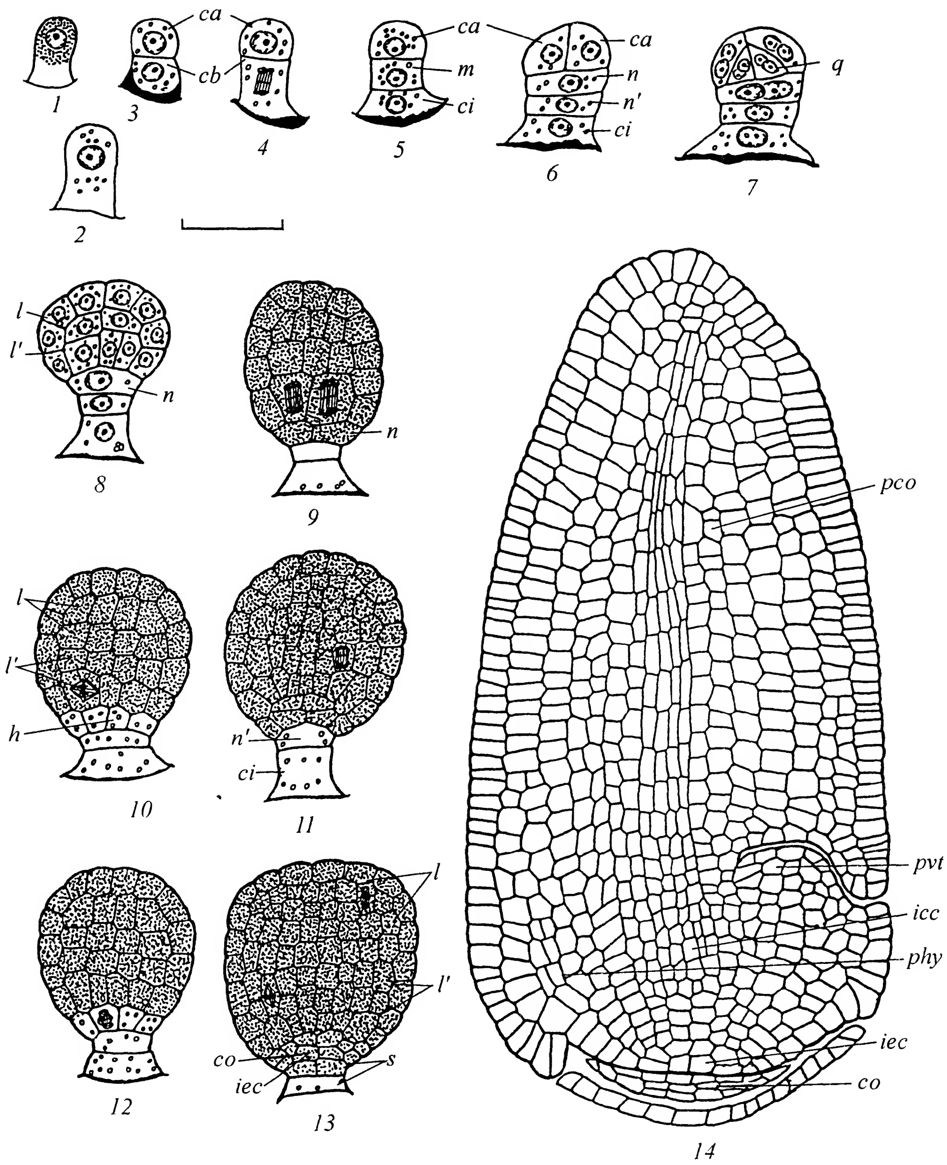


Fig. 14. *Luzula pedemontana*, insoluble polysaccharide dynamics during embryogenesis.

*co* — root cap, *h* — hypophysis, *icc* — initials of central cylinder of shoot and root, *iec* — initials of root cortex, *n* and *n'* — daughter cells of middle cell, *q* — quadrant cells, *pco* — cotyledon, *phy* — hypocotyl, *pvt* — shoot apex. Other abbreviations as in Figs. 1, 3—8, 10—13. Bar: 0.03 mm.

Mature megagametophyte (stage 6). The dextrine amount grows in the podium (from ++ to +++) and starch — in the outer integument (from + to ++) (Fig. 10, *4*). Starch disappears from the apical region of the nucellus and dextrines can be also observed there as well as in the placental obturator (in the latter +++, but in the former ++). The high levels of proteins and dextrines are present in all cells of the megagametophyte (particularly in the antipodals), except the central cell.

Zygote (stage 7). Differential localization of starch occurs: outer integument (+++), lateral region of the nucellus (++), inner integument, chalaza, zygote and endosperm (+). Proteins are localized in the hypostase, podium (+++) and parietal tissue (++). Tannins begin to accumulate in the inner integument (Figs. 11; 13, *1*; 14, *1*, *2*).

Two-celled proembryo (stage 8). Thick polysaccharide layer is deposited on the outer tangential wall of the basal cell in the proembryo. Starch increases in the lateral region of the nucellus (from ++ to +++). High level of proteins and average level of dextrines are found in the parietal cells (Figs. 13, *2*; 14, *3*, *4*).

Early globular embryo (stage 9). High level of starch remains in the outer integument and chalaza. Starch begins to accumulate in the hypostase cells and disappears totaly from the majority of the cells of the lateral region of the nucellus, exept for the epidermal layer. The deposition of the callose on the tangential cell walls of parietal tissue occurs. The cells of the inner epidermis of the inner integument are completely filled with tannins. The latter appear in the lignified cells of the hypostase. Dextrines and proteins disappear from the hypostase and their content diminishes in the podium (from +++ to +). Starch disappears from the embryo cells and dextrines and proteins are found there (+++) (Figs. 12; 13, *3*; 14, *5—10*).

Late globular embryo (stage 10). Starch continues to accumulate in the endosperm and outer integument (+++). Besides, proteins are revealed in the peripheral layers of the endosperm (+++). High levels of proteins and dextrines remain in the embryo (Figs. 13, *4*; 14, *11—13*).

Mature embryo (stage 11). Proteins are accumulated in the persisting epidermal layer of the nucellus. The epidermal cells of the entire ovule begin to secrete polysaccharide mucilage. Dextrines disappear from the embryo and protein grows in it. Tannins are localized in the inner epidermis of the inner integument, hypostase, chalaza and partly in the mesotesta. Considerable amount of starch is present in the endosperm and proteins — in the embryo (Figs. 13, *5*; 14, *14*).

## Discussion

Morphological and fuctional periodicities of the ontogeny are determined differently. We used the term «stage» to mean an interval of time characterized by structural-functional reorganization in ovule and seed development. The longer interval of time with a relatively constant character of developing structures are designated as «period» (Shamrov, Nikiticheva, 1992; Shamrov, Anisimova, 1993b; Shamrov, 1995, 1996).

Our investigation has shown that species studied differ in both the quantity and the characteristics of the stages in ovule and seed development. First, the development is conditioned by variation in the ovule and seed structure, by the diverse dynamics of metabolite accumulation, and possibly by peculiarities of substance transport. More complex ovules and seeds difined by the number of constituent elements and massiveness of the structures are characterized by a large number of critical stages in their development, and by the transition from stage to stage bearing fluctuating property. Therefore, based on the data available, we can conclude that common critical stages for both the crassi-, tenui- and medionucellate ovules (archesporial cell, megasporocyte before meiosis, early and late globular embryos, mature embryo) explain the general direction in the formation of reproductive structures and surrounding tissues (Figs. 9; 15).

The specific stages may have different implications from one species to another. Some of them verify that the ovule belongs to a specific type. In *Luzula pedemontana* the ovule is characterized by very massive structures (it is a crassinucellate, bitegmic and mesochalazal ovule), which as a rule begin to degenerate at the middle stages of the embryogenesis. Its specific stages are stages 2 and 8. During the stage 2 , the sporogenous and parietal cells are formed. At the time of stage 8 (two-celled proembryo), proteins and dextrines are accumulated in the parietal tissue through which the apical transport route to the developing embryo is established (Shamrov, 2000).

In the medionucellate, bitegmic, and leptochalazal ovule of *Gymnadenia conopsea* the destruction processes of the structures occur during megagametophyte maturation. For that reason, one of the critical stages is the stage 5 (megagametophyte following cellularization), when the outer hypostace cells begin to deteriorate, and starch grains nearly disappear from the somatic tissues of the ovule. Another stage in the ovule development of *G. conop-*

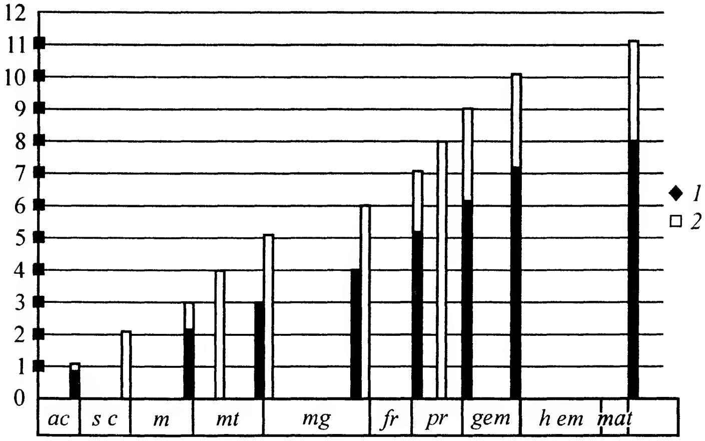


Fig. 15. Stages of structural-functional reorganization in ovule and seed development of *Gentiana cruciata* (*1*) and *Luzula pedemontana* (*2*).

Developmental stages are on the absciss axis, and stages of structural-functional reorganization are on the ordinate axis. *h em* — *heart*-shaped embryo, *mat* — maturation, *s c* — sporogenous cell. Other abbreviations as in Fig. 9.

*sea* is stage 8 (two-celled proembryo), which is connected with the degeneration of the nucellar epidermis and inner hypostase cells.

In the tenuinucellate, unitegmic, and mesochalazal ovule of *Gentiana cruciata*, the transformation processes of the structures take place in still earlier developmental period. The stage 3 (megaspore tetrad) is considered to be specific stage in this species. Initial degeneration of the nucellus is correlated with the formation of procambial cell rows in the raphe and the subsequent increase and transport of metabolites through vascular bundle and their accumulation in most cells of the ovule.

On the other hand, the species with different ovule types can have the same specific stages, and the two-celled proembryo provides an example. In *Gymnadenia conopsea* the degeneration of structures (the nucellar epidermis and the inner layer of the hypostase) occurs, whereas in *Luzula pedemontana* the structures show no signs of destruction, and metabolism intensity grows. There are also specific stages, which indicate their lability in different taxa with the same ovule type. For example, the tenuinucellate, unitegmic, and mesochalazal ovules of *Gentiana cruciata* and *Swertia iberica* from the *Gentianaceae* (Shamrov, 1990, 1991) show various dynamics of substance during development (table 4). Thus, the ovule of *S. iberica* (archesporial cell, megasporocyte and megagametophyte) contains more proteins, while that of *G. cruciata* has more starch. These differences in substance accumulation appear to be connected with metabolite transport. Metabolism in *G. cruciata* relies chiefly on carbohydrate, whereas in *S. iberica* protein metabolism is predominant. This position is confirmed by ultrastructural studies which give evidence that metabolism type is mainly correlated with the endoplasmic reticulum structure (rough and smooth types of ER, cisternoid and tubular forms of ER — Plyushch, 1992). Another important difference between *Gentiana* and *Swertia* is worth mentioning: *Swertia* species are chloroembryophytes while *Gentiana* species are leucoembryophytes (Yakovlev, Zhukova, 1973).

According to the literature, the number of stages, characterized by the change of structural and functional properties, exists in the embryogenesis. One of them is the stage of the two-celled proembryo, the cell sizes of which are determinated. A *gnom* mutation in *Arabidopsis thaliana* is connected with alteration from asymmetric to equal zygote division (Mayer et al., 1991). Similar processes leading to the developmental disturbance can be observed during somatic embryo development of *Triticum aestivum in vitro* culture (Batygina et al., 1992). During very long globular stage of embryogenesis the histogenesis and preparation to organogenesis take place. Therefore, this stage is subdivided into several intermediate stages. Each of them can be crucial in different plants. The first stage — early globu-

## TABLE 4

Dynamics of substance accumulation in *Gentiana cruciata* and *Swertia iberica* during ovule development

| Stages | Ovule and ovary structures | *Gentiana cruciata* | | | *Swertia iberica* | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | starch | dextrines | proteins | starch | dextrines | proteins |
| 1 | **Archesporial cell** | ++++ | 0 | 0 | ++ | 0 | ++++ |
| | Ovular primordium: | | 0 | +++ | | 0 | +++ |
| | epidermis | +++ | | | | | |
| | subepidermis | +++ | | | ++ | | |
| | Placenta | +++ | 0 | +++ | ++ | 0 | ++ |
| | Ovary wall | ++++ | 0 | + | ++++ | 0 | + |
| 2 | **Megasporocyte** | ++ | 0 | + | + | 0 | ++++ |
| | Ovular primordium (sites of initiation): | | | | | | |
| | nucellus | 0 | 0 | ++++ | 0 | 0 | ++++ |
| | integument | 0 | 0 | ++++ | ++ | 0 | ++++ |
| | chalaza | +++ | 0 | + | ++ | 0 | 0 |
| | hypostase | +++ | ++ | ++ | ++ | 0 | ++++ |
| | axial cell row | 0 | +++ | ++++ | 0 | + | ++++ |
| | Placenta | ++ | 0 | + | 0 | 0 | + |
| | Ovary wall | + | 0 | 0 | +++ | 0 | 0 |
| 3 | **Megaspore tetrad** | ++ | 0 | + | + | 0 | + |
| | Nucellus | 0 | +++ | + | 0 | +++ | + |
| | Integument: | ++++ | 0 | | +++ | 0 | |
| | outer epidermis | | | + | | | ++ |
| | endothelium | | | ++++ | | | ++++ |
| | parenchyma | | | 0 | | | 0 |
| | Chalaza | ++ | + | + | +++ | 0 | 0 |
| | Hypostase | 0 | ++ | ++++ | + | + | ++++ |
| | Raphe | +++ | +++ | 0 | ++ | + | 0 |
| | procambial cells | + | + | 0 | + | + | 0 |
| | Placenta | + | 0 | 0 | + | 0 | 0 |
| | Ovary wall | 0 | 0 | 0 | ++ | 0 | 0 |
| 4 | **Developing megagametophyte** | ++ | 0 | ++ | 0 | 0 | ++ |
| | Mature megagametophyte | | | | | | |
| | egg cell | + | 0 | 0 | + | 0 | + |
| | synergids | 0 | | ++++ | 0 | 0 | +++ |
| | antipodals | 0 | | + | 0 | 0 | ++++ |
| | central cell | +++ | | 0 | ++ | 0 | 0 |
| | Integument: | | | | | | |
| | outer epidermis | ++++ | 0 | 0 | +++ | 0 | 0 |
| | endothelium | 0 | + | ++ | 0 | ++ | ++ |
| | parenchyma | 0 | 0 | 0 | ++ | ++ | 0 |
| | Chalaza | + | 0 | ++ | ++ | 0 | 0 |
| | Hypostase | 0 | +++ | 0 | 0 | +++ | ++ |
| | Raphe | ++ | 0 | + | + | + | 0 |
| | procambial cells | + | 0 | + | + | + | + |
| | Placenta | +++ | 0 | + | + | + | 0 |
| | Ovary wall | + | 0 | + | + | 0 | 0 |

Note. The levels of substance in the cells of different tissues are shown symbolically as follows: very high (++++), high (+++), average (++), low (+), lacking (0).

lar embryo when the protoderm (embryoderm) is differentiated (Batygina, 1974; Yakovlev, 1981; Mansfield, Briarty, 1991). This stage is crucial as the exponental growth of the embryo and buildup of labelled uridine is starting (Nagato, 1979), and the embryo cells reach the minimal volumes (Vallade, 1989). The second stage — midglobular embryo — spreads all over the embryo during the histogenesis. The third stage — late globular embryo — characterizes the embryo before organogenesis (Mansfield, Briarty, 1991; Marilyn et al., 1993; Laux, Jürgens, 1994). In the species studied here, crucial stages during globular embryo development are early and late globular embryos.

The heart-shaped embryo stage is also crucial because it marks the establishment of bilateral symmetry and formation of cotyledons and provascular tissue within the embryo (Natesh, Rau, 1984; Laux, Jürgens, 1994). As experimentally demonstrated, the polar transport of auxins is essential for the transition from radial to bilateral symmetry. The changes in the symmetry can be blocked by inhibitors of auxin polar transport and they subsequently result in the aborted embryos (Liu et al., 1993a). The most significant stage of embryogenesis is the autonomy stage, when the embryo moves up to independent developmental pathway (Vasilyeva et al., 1987).

The ovules and seeds are complex dynamic systems with fluctuating property of development of their elements. The significance of the environment in the realization of the developmental embryo program can be revealed only experimentally. The experimental investigations confirmed the presence of some stages (critical stages) which are very sensitive to the effects of various factors on the embryo development. Studies on *Eranthis hiemalis* (Haccius, Trompeter, 1960), *Brassica juncea* (Liu et al., 1993b), mutants of *Arabidopsis thaliana* (Meinke, 1991) и *Zea mays* (Sheridan, Neuffer, 1982; Sheridan, Clark, 1993) show that the ovule, seed and embryo abortion takes place exactly during critical stages of the embryogenesis.

## LITERATURE CITED

*Batygina T. B.* Embryologia pshehizy (Wheat embryology). Leningrad, 1974. 206 p. (in Russian).

*Batygina T. B., Shamrov I. I., Titova G. E.* Somatic embryogenesis in cereals (comparative embryological approach) // Abstr. XVth Intern. Bot. Congr., August 28—September, Yokohama, Japan. 1993. Vol. 3. P. 564.

*Batygina T. B., Shamrov I. I., Titova G. E., Vasilyeva V. E.* Concurrent development of the ovule structures in some flowering plants // Angiosperm pollen and ovules / Ed. by E. Ottaviano et al. New York, 1992. P. 144—148.

*Brounov P. I.* Zhnatchenie selskochozhjaistvenno-meteorologitcheskych nabljudenyi i kratkoe rukovodstvo dlja provedenyja ich (Practical significance of agricultural and meteorological observations and short handbook for their carrying). St. Petersburg, 1897. 137 p. (in Russian).

*Goldschmidt R.* Physiological genetics. New York, 1938. 247 p.

*Haccius B., Trompeter G.* Experimentell induzierte Einkeimblättrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. 1. Synkotilie durch 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure // Planta. 1960. Bd 54. N 5. S. 466—481.

*Ivanov V. B., Litinskaya T. K.* Odnovremennaja okraska belkov i uglevodov prozyonovymi krasiteljami (Simultaneous staining of proteins and carbohydrates with procion dye-stuffs) // Cytology. 1967. Vol. 9. N 8. P. 112—116 (in Russian).

*Jensen W. A.* Botanical histochemistry. San Francisco—London, 1962. 377 p.

*Laux T., Jürgens G.* Establishing the body plan of the *Arabidopsis* embryo // Acta Bot. Neerl. 1994. Vol. 43. N 3. P. 247—260.

*Liu C. M., Xu Z. H., Chua N. H.* Auxin polar transport is essential for the establishment of bilateral symmetry during early plant embryogenesis // Pl. Cell. 1993a. Vol. 5. P. 621—630.

*Liu C. M., Xu Z. H., Chua N. H.* Proembryo culture: *In vitro* development of early globular-stage zygotic embryos from *Brassica juncea* // Plant J. 1993b. Vol. 3. P. 291—300.

*Mansfield S. G., Briarthy L. G.* Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. II. The developing embryo // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69. P. 461—476.

*Marilyn A., West L., Harada J. J.* Embryogenesis in higher plants: an overview // Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 1361—1369.

*Mayer U., Torres Ruiz R. A., Berleth T.* et al. Mutations affecting body organization in the *Arabidopsis* embryo // Nature. 1991. Vol. 353. P. 402—407.

*Meinke D. W.* Embryonic mutants of *Arabidopsis thaliana* // Dev. Gen. 1991. Vol. 12. P. 382—392.

*Nagato J.* Incorporation of $H^3$-uridine and $H^3$-leucine during early embryogenesis of rice and barley in caryopsis culture // Pl. Cell Physiol. 1979. Vol. 20. P. 765—773.

*Natesh S., Rau M. A.* The embryo // Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin and oth. 1984. P. 377—443.

*Plyushch T. A.* Ultrastruktura zharodyshevogo meshka pokrytosemennych (The ultrastructure of embryo sac in angiosperms). Kiev, 1992. 146 p. (in Russian).

*Prozina M. N.* Botanitcheskaja mikrotechnika (Botanical microtechnique). Moscow, 1960. 255 p. (in Russian).

*Shamrov I. I.* Semjapotchka *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): strukturno-funkzionalnye aspekty (The ovule of *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): structural-functional aspects) // Bot. J. (St. Petersburg). 1990. Vol. 75. N 10. P. 1363—1379 (in Russian).

*Shamrov I. I.* The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and fuctional aspects // Phytomorph. 1991. Vol. 41. N 3/4. P. 213—229.

*Shamrov I. I.* Semjazhatchatok zvetkovych rastenyi. Prinzypy organizhazii i tipizhazii (Ovule of flowering plants. Principles of organization and typification): Sci. postdoct. thes. St. Petersburg, 1995. 479 p. (in Russian).

*Shamrov I. I.* Problem of periodization in ovule and seed development // Abstr. Intern. Conf. Royal Bot. Gard., Kew «Reproductive biology 96 in systematics, conservation and economic botany». Kew. 1996. P. 53.

*Shamrov I. I.* Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Bd 120. S. 377—407.

*Shamrov I. I.* Razhvitie semjazhatchatka i semeni u nekotorych predstaviteley porjadkov *Liliales* i *Amaryllidales* (The ovule and seed development in some representatives of orders *Liliales* and *Amaryllidales*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999a. Vol. 84. N 2. P. 13—33 (in Russian).

*Shamrov I. I.* Semjazhatchatok kak osnova semennogo vosproizhvedenija u zvetkovych rastenyi: klassifikazija struktur (The ovule as the base of the seed reproduction in flowering plants: classification of the structures) // Bot. J. (St. Petersburg). 1996b. Vol. 84. N 10. P. 3—35 (in Russian).

*Shamrov I. I.* Translocation pathways for metabolites in developing ovules of *Gentiana cruciata* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Gagea stipitata* Merklin and *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. // Acta Biol. Cracov., Ser. Bot. 2000. Vol. 42. P. 61—77.

*Shamrov I. I.* Nuzellus semjazhatchatka: proischozhdenie, differenziazija, struktura i funkzyi (Ovule nucellus: its origin, differentiation, structure and functions) // Bot. J. (St. Petersburg). 2002. Vol. 87. N 10. P. 1—30.

*Shamrov I. I., Anisimova G. M.* Morfogenes semjazhatchatka u *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): strukturno-chistochimitcheskoe issledovanie (The ovule morphogenesis in *Lizula pedemontana* (*Juncaceae*): structural-histochemical investigation) // Bot. J. (St. Petersburg). 1993a. Vol. 78. N 4. P. 47—59 (in Russian).

*Shamrov I. I., Anisimova G. M.* Osobennosti preobrazhovanija semjazhatchatka v semja u *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1993b. Vol. 78. N 12. P. 24—44 (in Russian).

*Shamrov I. I., Nikiticheva Z. I.* Semjazhatchatok i semja u *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): strukturno-chistochimitcheskoe issledovanie (The ovule and seed morphogenesis in *Gymhadenia conopsea* (*Orchidaceae*): the structural and histochemical investigation) // Bot. J. (St. Petersburg). 1992. Vol. 77. N 4. P. 45—60 (in Russian).

*Sheridan W. F., Clark J. K.* Mutational analysis of morphogenesis of the maize embryo // Plant J. 1993. Vol. 3. P. 347—358.

*Sheridan W. F., Neuffer M. G.* Maize developmental mutants // J. Hered. 1982. Vol. 73. P. 318—329.

*Svetlov P. G.* Teorija krititcheskych periodov i ee zhnatchenie dlja ponimanija prinzipov deystvija sredy na ontogenes (The theory of critical developmental periods and its significance for understanding of principles of environmental effect on ontogenesis) // Voprosy zitologii i obtschei fizhiologii (Cytology and general physiology questions) / Ed. by Yu. Polyansky. Moscow—Leningrad, 1960. P. 263—285. (in Russian).

*Svetlov P. G.* Fizhiologia (mechanika) razhvitija (Physiology (mechanics) of development). Moscow, 1978. Vol. 1. 279 p. Vol. 2. 262 p. (in Russian).

*Stockard Ch. R.* Developmental rate and structural expression: an experimental study of twins, double monsters and single deformities, and interaction among embryonic organs during their origin and development // Am. J. Anat. 1921. Vol. 28. P. 115—226.

*Tokin B. P.* Obtschaja embryologia (General embryology). Moscow, 1987. 480 p. (in Russian).

*Vallade J.* Embryogenesis and research of fundamental morphogenetic processes // Some aspects and actual orientations in plant embryology. Amiens, 1989. P. 171—187.

*Vasilyeva V. E., Batygina T. B., Titova G. E.* Morpho-physiological correlations in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Phytomorph. 1987. Vol. 37. N 4. P. 349—358.

*Wareing P. F., Philips J. D. J.* The control of growth and differentiation in plants. New York—Toronto. 1978. 347 p.

*Yakovlev M. S.* Slovar osnovnych terminov (Glossary of main terms) // Comparative embryology of flowering plants / Ed. by M. S. Yakovlev. Leningrad, 1981. Vol. 1. P. 7—25 (in Russian).

*Yakovlev M. S., Zhukova G. Ya.* Pokrytosemennye rastenija s zhelenym i beszvetnym zharodyshem (chloro- i leykoembryofity). Angiosperm plants with green and colourless embryos (chloro- and leucoembryophytes). Leningrad, 1973. 100 p. (in Russian).

## РЕЗЮМЕ

Семязачаток и семя являются интегрированными динамическими системами. Структурно-функциональные взаимосвязи между нуцеллусом, интегументами, зародышевым мешком, зародышем и эндоспермом, основными элементами этих систем, определяют специфику развития зародыша и, в конечном счете, семенную репродукцию.

Морфологическую и функциональную периодичность в онтогенезе определяют по-разному. В процессе развития семязачатка и семени нами выделяются кратковременные «стадии структурно-функциональной перестройки» и более продолжительные «периоды» с относительно постоянным характером развивающихся структур. Изученные виды различаются числом и характеристикой стадий, что обусловлено прежде всего разным строением семязачатка и семени, разной динамикой накопления некоторых метаболитов и, вероятно, особенностями транспорта веществ. На основании имеющихся данных можно прийти к заключению, что стадии, общие как для крассинуцеллятных, так и тенуи- и медионуцеллятных семязачатков (археспориальная клетка, мегаспороцит перед мейозом, ранний и поздний глобулярный зародыш, зрелый зародыш) свидетельствуют об основном направлении в развитии репродуктивных структур и окружающих тканей. Специфические стадии могут различаться в зависимости от вида растений: 1) указывать на принадлежность семязачатка изучаемого вида к определенному типу, 2) свидетельствовать о лабильности в прохождении стадий у разных видов с одинаковым типом семязачатка, 3) совпадать у видов с различным типом семязачатка.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 582.35.582.4/9.-115.1

© **Н. М. Державина,[1] Л. А. Силантьева [2]**

## НЕКОТОРЫЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *ASPLENIUM* (*ASPLENIACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЕЙ

N. M. DERZHAVINA, L. A. SILANTIEVA. SOME ANATOMIC AND MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF *ASPLENIUM* SPECIES (*ASPLENIACEAE*) IN RELATION TO THEIR ECOLOGY

[1] Орловский государственный университет
302015 Орел, ул. Комсомольская, 95, кафедра ботаники
E-mail: tb-d@mail.ru
[2] Московский педагогический государственный университет им. В. И. Ленина
129243 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5
Поступила 16.05.2003

Рассмотрены анатомо-морфологические особенности 4 видов папоротников рода *Asplenium*: *A. septentrionale*, *A. trichomanes*, *A. adiantum-nigrum*, *A. ruta-muraria*. С учетом характера местообитания, жизненных форм, особенностей внешнего и внутреннего строения вайи и черешков, ритма сезонного развития дана оценка их адаптационных возможностей по отношению к световому и водному режимам.

Ключевые слова: экологическая диагностика, водный дефицит, световой режим, скальные папоротники, *Asplenium*.

Изучение биологии и анатомии растений в сравнительном плане позволяет судить об их основных направлениях и закономерностях адаптаций к определенным условиям обитания. Традиционно такие исследования проводятся на цветковых растениях. Папоротники в этом отношении слабо изучены и, несмотря на обилие сводок (Sadebek, 1902; Bower, 1923, 1935; Verdoorn, 1938; Guttenberg, 1966; Bierchorst, 1971; Ogura, 1972; Kramer, Green, 1990, и др.), трудно найти информацию об адаптивном значении морфологических и анатомических особенностей строения вайи этих растений. Не менее интересен и поиск подходящих анатомо-морфологических признаков, которые могли бы служить целям диагностики.

Мы исследовали на территории Западного Закавказья 4 вида рода *Asplenium* L. (*Aspleniaceae*), наиболее широко представленные на территории России: *A. trichomanes* L., *A. septentrionale* (L.) Hoffm., *A. adiantum-nigrum* L. и *A. ruta-muraria* L. Они четко различаются по экологической приуроченности и морфологии спорофита. *A. adiantum-nigrum* — редкий папоротник в Российской Федерации и встречается только на юго-западе Краснодарского края. Все 4 вида известны как лекарственные растения, используемые в научной медицине (Шретер, Карнишина, 1975). Поскольку они являются факультативными петрофитами, предлагается использовать их для альпинариев (Водичкова, 1979), на солнечных местах (*A. septentrionale*, *A. ruta-muraria*) и в тени (*A. septentrionale*, *A. ruta-muraria*, *A. trichomanes*).

### Материал и методика

Полевые работы проведены в июле—августе 1995 г., в апреле—мае и сентябре 1996 г. в Апшеронском и Туапсинском районах Краснодарского края, в нижнем и среднем горных поясах в буково-грабовых лесах на высотах от 300 до 750 м над ур. м. Проанализировано от 20 до 40 экземпляров каждого вида, всего — 120 растений.

Биоморфологическая характеристика видов дана согласно методике И. Г. Серебрякова (1962, 1964) и Т. И. Серебряковой (1980).

Для анатомических исследований использован как живой материал, так и образцы растений, выдержанные в смеси воды, этанола и глицерина. Изучали пластинку и черешок (под ваией и в его основании). Срезы (парадермальные и поперечные) готовили по общепринятой методике (Барыкина и др., 2000). Трахеиды, мезофилл ваий и волокна склеренхимы анализировали на мацерированном материале. Анатомические рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата РА-4.

Как известно, наиболее сильное воздействие на растение оказывают особенности светового и водного режима биотопа, поэтому при оценке адаптационного значения анатомо-морфологических признаков исследуемых растений нами учтено их отношение прежде всего к факторам света и влажности. При этом мы отдаем себе отчет в том, что нет ни одного фактора абиотической среды, влияние которого не носило бы комплексного характера. Следовательно, особенности вегетативных органов растений несут печать приспособлений сразу к нескольким факторам среды, и, наоборот, один фактор среды может вызвать целый спектр структурных и других изменений, выявляемых на разных уровнях исследования растений.

## Результаты исследования

***Asplenium septentrionale*** — западноамерикано-европейско-южносибирский горный вид (Гуреева, 2001). T. Reichstein (1984) отмечает, что он распространен во всех областях древних горных систем от Европы до Западной Азии.

В районах нашего исследования (Северо-Западный Кавказ) *A. septentrionale* произрастает от нижнего до среднего горных поясов в дубовых, дубово-грабовых и буковых лесах. Встречается в трещинах скал, среди россыпей камней, иногда на почве между камнями, преимущественно на открытых освещенных или сильно разреженных лесных участках каменистых склонов южной экспозиции. Типичен для пород, не содержащих кальций. Ризом короткий, цилиндрический, радиальносимметричный, косогоризонтальный, длиной от 1—2 до 5—6 см и более, ветвится до 4—6 порядков, иногда более. Длина ветвей — 1—2 см. Ширина осевой части ризома — 1—2 мм. Проводящая система взрослого ризома *A. septentrionale* (как и всех исследованных видов) представлена диктиостелой (Bir, 1970; Kramer, Green, 1990). На каждой его ветви обычно бывает 2—3 спороносящие ваий одного сезона плюс 6—7 ваий прошлого года (т. е. продолжительность жизни ваий больше года). В целом на растении может быть от 10 до 60 и даже более 200 ваий, только прошлогодние уже частично разрушены и обычно от них остаются лишь черешки. Кроме этого часть ваий представлена до половины сохранившимися черешками. Проксимальная часть ризома покрыта отмершими филлоподиями, которые сохраняются несколько лет, постепенно разрушаясь.

Верхушечная почка, включающая 6—7 зачатков ваий, густо покрыта решетчатыми чешуями (Reichstein, 1984). Взрослые особи, как правило, состоят из отдельных, довольно сильно ветвящихся партикул, очень плотно сближенных, с сильно переплетенными корнями. Продолжительность онтогенеза — до 40—60 лет.

Средневозрастные спорофиты имеют мономорфные дважды-трижды перистые пластинки ваий с конечными узко-клиновидными перьями (рис. 1, *а*). Перья цельнокрайные, заостренные, у верхушки часто вильчато-зубчатые или перисто-раздельные; черешки длинные, при основании черно-бурые, выше — зеленые. Пределы значений величин, характеризующих изменчивость ваий, приведены в табл. 1. На каждом пере ваий располагается вдоль жилок по 2—3 линейных соруса с линейным индузием. К спороношению растение переходит в возрасте 12—15 лет.

На поперечном срезе дорсивентральная пластинка пера ваий в области расположения жилок имеет выступы, число которых колеблется в зависимости от уровня среза от 2 до 4 (рис. 1, *в*). Они более выражены на абаксиальной стороне. Над и под выступами и по краю пластинки пера располагаются 1—2 субэпидермальных слоя толстостен-

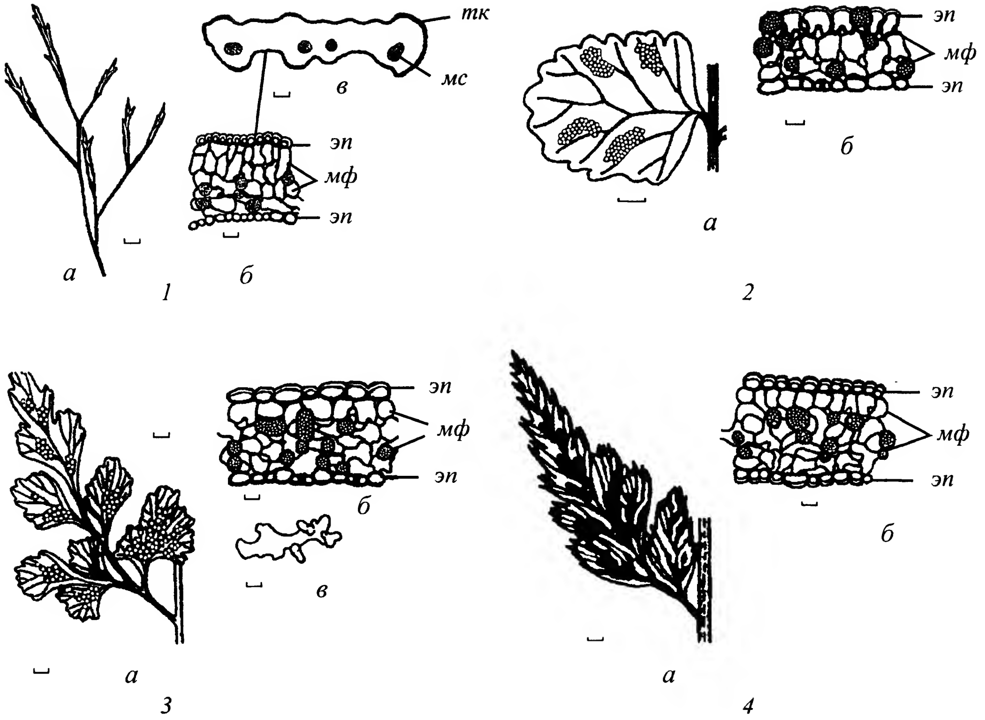


Рис. 1. Фрагмент вайи (*1а*), перья 1-го порядка (*2а—4а*) и поперечные срезы вайи (*1б—4б*).

Виды: *1* — *Asplenium septentrionale*, *2* — *A. trichomanes*, *3* — *A. ruta-muraria*, *4* — *A. adiantum-nigrum*. *1в* — схема поперечного среза вайи, *3в* — клетка мезофилла (мацерированный материал). *мс* — меристела, *мф* — мезофилл, *т к* — толстостенные клетки, *эп* — эпидерма. Масштабные линейки, мм: *1а* — 2.6; *1б—3б* — 0.03; *1в* — 0.07; *2а* — 0.5; *3а* — 1.3; *3в* — 0.01; *4а* — 0.21; *4б* — 0.04.

ных клеток (толщина оболочек не превышает толщину стенок основных клеток эпидермы).

Жилка, построенная по типу амфикрибрального пучка, представляет собой меристелу из 2—3 лопастей ксилемы, окружающей ее флоэмы, паренхимы и перицикла.

Как видно на поперечном срезе пера, верхняя эпидерма состоит из слабовыпуклых покровных клеток (рис. 1, *б*). Наружные тангентальные стенки их покрыты кутикулой. Они несколько толще внутренних тангентальных и антиклинальных стенок. На парадермальных срезах (рис. 2, *1б*) обнаружена разнообразная форма эпидермальных клеток: от лопастной (между выступами пера) со слабоизвилистыми антиклинальными стенками до вытянутых в длину параллельно продольной оси пера над жилками.

У клеток 1—2 слоев хлоренхимы, примыкающих к верхней эпидерме, длина большей частью превышает ширину, но в то же время имеются клетки с равными длиной и шириной. Поэтому о типичном столбчатом мезофилле говорить не приходится. Межклетники небольших размеров. Глубже лежат 2—3 слоя многолопастных, более рыхло расположенных клеток. Вокруг меристелы клетки располагаются венцом, напоминая по топографии паникоидный тип мезофилла злаков. Вайи гипостоматические. Устьица расположены продольными рядами в нижней эпидерме между выступами перьев (в углублениях между жилками). Покровные клетки, как и клетки верхней эпидермы над выступами, вытянуты параллельно продольной оси пера. Стенки этих клеток толще по краям выступов. Устьичный аппарат аномоцитный (рис. 2, *1а*). Устьица расположены или на одном уровне с покровными клетками, или выше них. Брюшные стенки замыкающих клеток образуют кутикулярные валики, ограничивающие передний и задний дворики.

ТАБЛИЦА 1

Пределы значений величин, характеризующих изменчивость спороносящих ваий

| Признаки | *Asplenium septentrionale* | *Asplenium trichomanes* | *Asplenium ruta-muraria* | *Asplenium adiantum-nigrum* |
|---|---|---|---|---|
| Число ваий на особь | 10—60 | 15—20 | 8—18 | 5—10 |
| Длина ваий с черешком, см | 5—12 | 10—25 | 10—15 | 35—38 |
| Размеры перышка вайи, мм | Длина | | | |
| | 10.0—25.0 | 5.0—7.2* | 3.0—7.0 | 5.0—12.0 |
| | Ширина | | | |
| | 1.0—1.5 | 4.5—6.0* | 3.0—4.0 | 4.0—6.0 |
| Толщина пластинки пера вайи, мкм | 150—280 | 120—200 | 160—220 | 160—200 |
| Толщина эпидермы, мкм | Верхней | | | |
| | 12—20 | 34—48 | 20—38 | 12—20 |
| | Нижней | | | |
| | 12—20 | 16—24 | 20—32 | 12—20 |
| Глубина извилин эпидермы, мкм | Верхней | | | |
| | 2.0—4.0 | 4.0—12.0 | 4.0—16.0 | 0.5—1.0 |
| | Нижней | | | |
| | 0.5—2.0 | 14.0—20.0 | 20.0—40.0 | 4.0—32.0 |
| Размеры клеток верхней эпидермы в плане, мкм | Длина | | | |
| | 100—200 | 40—76 | 64—172 | 180—260 |
| | Ширина | | | |
| | 8—28 | 24—40 | 16—68 | 16—36 |
| Число слоев мезофилла | 3—5** | 2—4 | 4—5 | 4—5 |
| Толщина мезофилла, мкм | 120—140** | 65—120 | 120—150 | 120—160 |
| Число устьиц на 1 мм$^2$ | 75—80 | 55—60 | 60—70 | 50—60 |
| Размеры замыкающих клеток устьиц, мкм | Длина | | | |
| | 44—52 | 40—48 | 52—56 | 56—60 |
| | Ширина | | | |
| | 28—36 | 20—24 | 28—36 | 36—40 |
| Отношение высоты поперечного среза черешка к ширине, мкм | В основании | | | |
| | 450—460 : 550—580 | 650—700 : 650—700 | 580—590 : 580—590 | 1420—1480 : 1420—1480 |
| | Под пластинкой | | | |
| | 400—600 : 670—700 | 580—620 : 600—620 | 610—630 : 800—850 | 1330—1450 : 1320—1360 |

Примечание. * — учтены размеры пера первого порядка, ** — толщина и число слоев мезофилла между выступами.

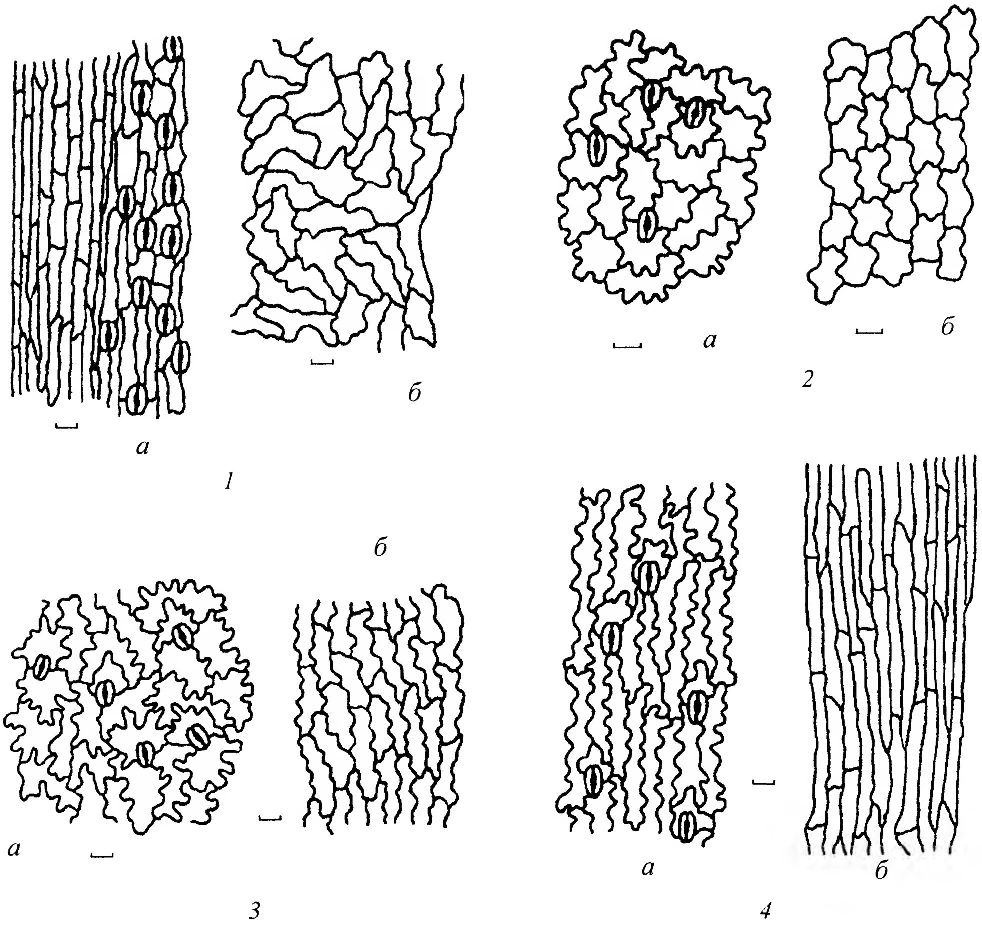


Рис. 2. Нижняя (*а*) и верхняя (*б*) эпидермы в плане.

Виды: *1—4* — те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки, мм: *1а, 4а, 4б* — 0.03; *1б* — 0.04; *2а* — 0.036; *2б* — 0.035; *3а* — 0.05; *3б* — 0.04.

Форма поперечного сечения черешка изменяется от его основания к верхней части (рис. 3, *1*; табл. 1). В основании черешок имеет небольшой адаксиальный желобок и слабо выраженные «крылья». Ближе к пластинке вайи желобок углубляется, черешок приобретает в поперечном сечении трехлопастную форму (табл. 2). Снаружи черешок одет 1—2-слойной эпидермой (2 слоя в нижней части и в крыльях) с одревесневшими утолщенными оболочками клеток. В эпидерме обнаружены редкие устьица. Глубже расположены 3—4 слоя волокон склеренхимы (рис. 3, *1д*) с неодревесневшими оболочками. Реакция с суданом III не выявляет суберинизации оболочек, о которой пишет И. И. Гуреева (1987); говорить о «колленхиматической обкладке» (Новрузова и др., 1977) тоже нет оснований.

В основную паренхиму, состоящую из округлых крупных клеток с мелкими межклетниками, погружена меристела с 3—4-лопастной ксилемой из кольчатых (с деформированными кольцами), спиральных и в основном лестничных трахеид.

***A. trichomanes*** — семикосмополитный горный вид со значительными дизъюнкциями в ареале (Гуреева, 2001). В северном полушарии ареал циркумполярный, тяготеющий к океанической зоне с умеренно-теплым климатом (Reichstein, 1984).

В местах нашего исследования произрастает преимущественно в нижнем и среднем горных поясах в буковых, буково-грабовых и дубовых лесах. Встречается в разно-

## ТАБЛИЦА 2

### Видоспецифичные признаки анатомии вайи видов *Asplenium*

| Виды | Признаки | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Форма черешка на поперечном срезе: в основании, под пластинкой вайи | Форма ксилемы в меристелах черешка на поперечном срезе | Флобафены в черешке | Тип мезофилла | Тип устьичного аппарата | Форма клеток верхней эпидермы на поперечном срезе | Волокна по краю пера |
| *Asplenium septentrionale* | Небольшой адаксиальный желобок и выраженные «крылья»; трехлопастная | 3—4-лопастная | Отсутствует | Дорсивентральный | Аномоцитный | Овальная или эллиптическая | Имеются |
| *A. trichomanes* | Овальная или округлая с воздушной полостью; овальная с рожковидными выростами и воздушной полостью | 4-лопастная | То же | Рыхлый гомогенный | Полоцитный | Округлая с односторонними складками | » |
| *A. ruta-muraria* | Округлая; слабо выраженные ушковидные выросты с небольшими углублениями по бокам | 2—3-лопастная | Имеется | Дорсивентральный | От полоцитного до аномоцитного | Овальная или эллиптическая | Отсутствуют |
| *A. adiantum-nigrum* | Овальная с выростами — «ушками»<br>Как и в основании | 4-лопастная | Отсутствует | То же | То же | То же | То же |

образных местообитаниях: в тенистых и осветленных лесах, как в моховом покрове, так и без него, на почве, россыпях камней, в трещинах скал, на комлях деревьев, на каменных заборах. Иногда обитает в популяциях совместно с *A. adiantum-nigrum* и *A. ruta-muraria*.

Короткий косой, радиально симметричный ризом имеет длину от 8—9 мм до 4—5 см и более. На всем протяжении он цилиндрической формы, ветвится до 2—4 порядков и больше. Длина ветвей до 3—5 см. На каждой ветви от 2 до 5—6 зеленых вайи в окружении рахисов и черешков прошлогодних вайи. Верхушечная почка густо покрыта решетчатыми чешуями (Reichstein, 1984). Ее емкость — 6—9 зачатков вайи. У средневозрастных особей часто происходит дезинтеграция ризома: образуются по 2—3 сближенные партикулы, соединенные друг с другом переплетенными корнями и остатками черешков и рахисов.

Вид принадлежит, как и *A. septentrionale*, к своеобразной жизненной форме, названной «дернистой». Возраст взрослых особей составляет 25—30 лет.

Взрослые спорофиты имеют 15—20 до (200) мономорфных вайи (табл. 1). Они однажды перистые, число пар перьев — до 38. Перья почти овальные, с крупноволнистым краем (рис. 1, *2а*). Все вайи спороносящие. Спороношение наступает на 12—13-й год. Сорусы расположены почти по всей поверхности пластинки, за исключением 4—5 пар нижних перьев. Больше всего сорусов в средней части пластинки. При активном спороношении сорусы «сливаются» и покрывают практически всю поверхность перьев. У этого вида имеются 2 генерации вайи: весенняя и летняя. Причем у более крупных ваий весенней генерации выражена дифференциация перьев (наблюдаются 2 прироста): нижние — более крупные, их развитие идет, когда еще нет летней генерации; верхние — мелкие, появляются одновременно с вайями 2-й генерации. Вайи живут более 1 календарного года. После полного опадения перьев рахисы и черешки сохраняются еще 3—4 года, причем довольно долго они содержат живые ткани.

На поперечном срезе пера выявляется расположенный субэпидермально по краям 1 слой прозенхимных клеток с утолщенными неодревесневшими оболочками. Жилки построены по тому же плану, что и у *A. septentrionale*. Особенностью вида является оригинальный тип верхней эпидермы. Она состоит из крупных (по сравнению с клетками нижней эпидермы) (табл. 1), лопастных, «дланевидных» клеток, складки которых обращены в сторону мезофилла. Наружные тангентальные стенки несколько толще внутренних тангентальных и антиклинальных. Протопласт содержит хлоропласты. На парадермальных срезах длина клеток верхней эпидермы немного превышает ширину (рис. 2, *2б*). Антиклинальные стенки клеток слабоизвилистые (табл. 1). T. Singh (1963), исследовавший папоротники северо-западных Гималаев (в их числе *A. trichomanes*), пишет о грушевидных клетках верхней эпидермы, внешние стенки которых напоминают по форме линзы.

Мезофилл однородный, 2—4-слойный (табл. 1), из слаболопастных клеток с мелкими межклетниками. У экземпляров этого вида, обитающих в гигрофильных условиях северо-западных Гималаев, перо вайи состоит всего из 2 слоев эпидермы (Singh, 1963).

Клетки нижней эпидермы на парадермальных срезах имеют лопастные очертания и более извилистые стенки, чем клетки верхней эпидермы (рис. 2, *2а*). Вайи гипостоматические. Устьица рассеяны по всей нижней поверхности эпидермы. Устьичный аппарат — полоцитный. Устьица расположены или на одном уровне с покровными клетками, или несколько погружены в мезофилл. Замыкающие клетки на брюшных стенках имеют кутикулярные валики.

Черешок в основании овальный или округлый, под пластинкой вайи у него появляются рожковидные выросты, у рахиса вайи выросты так же выражены, но размеры рахиса меньше (рис. 3, *2*), (табл. 1, 2).

На периферии черешка эпидерма толстостенная (со слоистой наружной стенкой) (рис. 3, *2г*). Стенки ее клеток покрыты кутикулой. Субэпидермально расположены 4—5 слоев клеток склеренхимы (волокон) с неодревесневшими оболочками. Диаметр волокон возрастает от периферии к центру. Реакция с суданом III не выявляет опробковения оболочек.

Вдоль всего черешка у спороносящих ваий обнаруживается воздушная полость (результат разрушения тонкостенных клеток основной паренхимы), сбоку которой, вплотную к склеренхиме или прикрепляясь к ней тяжами, находится меристела, состоящая обычно из 4-лопастной ксилемы, окружающей ее флоэмы, паренхимы и перицикла. Из проводящих элементов ксилемы преобладают лестничные трахеиды. В рахисе воздушная полость отсутствует, вокруг меристелы находятся клетки основной паренхимы с мелкими межклетниками (рис. 3, *2в*).

***A. ruta-muraria*** — голарктический горный вид со значительными дизъюнкциями в ареале (Meusel et al., 1965, Гуреева, 2001). Reichstein (1984) называет его ареал циркумполярным северно-азиатским.

*A. ruta-muraria* селится предпочтительно на известняках или на породах, содержащих хотя бы следы извести. В местах нашего исследования произрастает от уровня моря до среднего горного пояса в дубово-грабовых и буковых лесах. Обычно встречается в полутени под пологом леса на поверхности известняковых скал, на затененных каменных развалах, реже на почве между камнями, на стенах каменных домов и заборах, на склонах северо-западной и северо-восточной экспозиции, в местах со слабо развитым моховым покровом. Корни папоротника проникают в трещины скал и прочно удерживают растения на субстрате. Они могут расти почти при полном отсутствии гумуса, в экстремальных условиях водоснабжения и минерального питания.

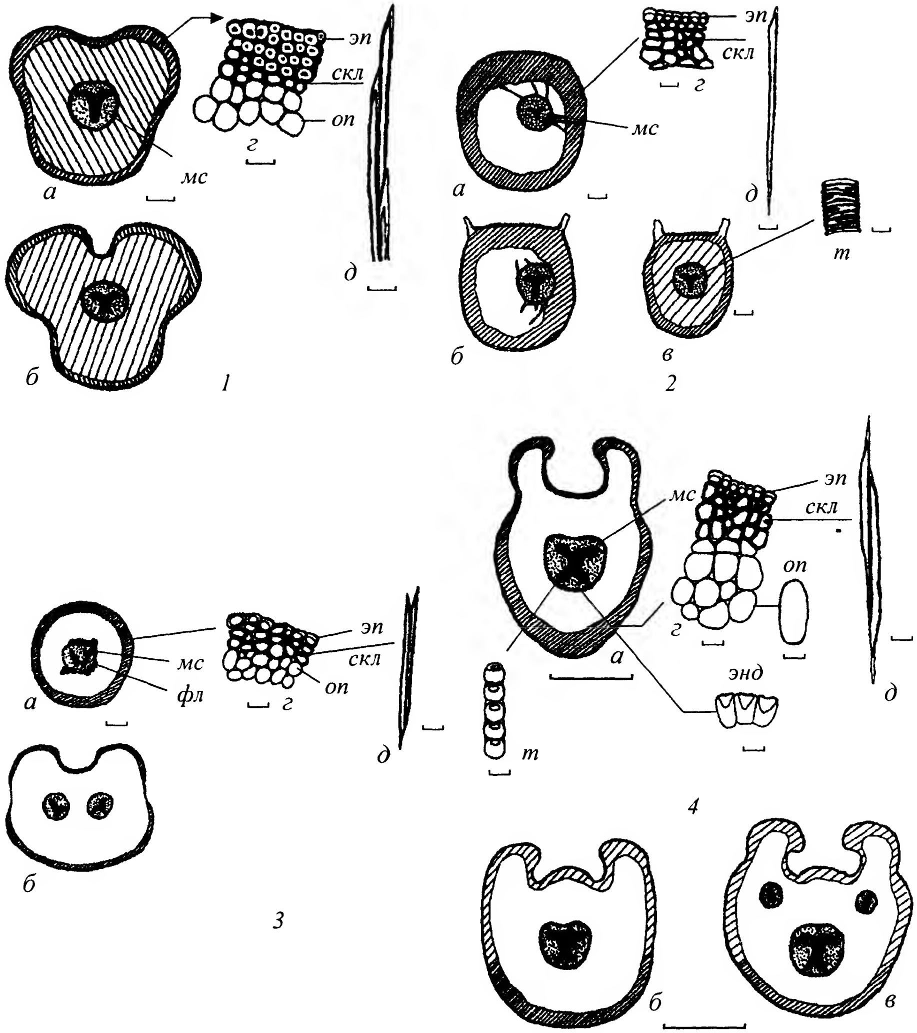


Рис. 3. Черешок на поперечном срезе в основании (*1а—4а*), в верхней части (*1б—4б*), под пластинкой вайи (*2в*) и рахис вайи (*4в*).

*1г—4г* — фрагменты поперечных срезов. Виды: *1—4* — те же, что и на рис. 1. *о п* — основная паренхима, *скл* — склеренхима (*д* — мацерированный материал), *т* — фрагмент трахеиды, *фл* — флобафены. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки, мм: *1а—3а, 1б—3б* — 0.1; *4а—4в* — 0.5; *3в* — 0.08; *1г—3г, 4д, энд* — 0.03; *4г, 1д* — 0.05; *2д* — 0.04; *3д* — 0.06; *т* — 0.01; *о п* — 0.07.

Ризом короткий, косогоризонтальный, длиной от 6—7 мм до 2—3 см. У средневозрастных спорофитов он начинает ветвиться, причем чаще появляется 1 боковой ризом длиной 5—10 мм. С возрастом интенсивность ветвления может увеличиваться. На старой части материнского ризома вайи бывают более крупные, спороношение на них интенсивнее, чем на вайях боковых ризомов. Емкость верхушечной почки — 4—6 зачатков вайи.

У взрослых спорофитов число вайи достигает 8—18 (табл. 1). Они мономорфные, продолговато-ланцетные или треугольные, дважды-, у основания — триждыперистые. Перышки вайи ромбически продолговатые, обратно-яйцевидные, к основанию клиновидные, на черешочках, городчатые или цельнокрайные (рис. 1, *3а*). Продолжительность жизни вайи более 1 года. Лишь в холодные зимы в среднем горном поясе в некоторых местах вайи отмирают, т. е. живут менее 1 года. Спороношение захватывает 2/3 поверхности всех перышек. Линейные сорусы могут сливаться. Особи, обитающие на почве, начинают спороносить на 6—7-й год жизни, у петрофитных олиготрофных форм сорусы отмечены у 2—3-летних растений. Продолжительность жизни составляет 8—10 лет.

Клетки верхней эпидермы крупнее клеток нижней (рис. 1, *3б*). Как видно на парадермальном срезе, они вытянуты параллельно жилкам, антиклинальные их стенки извилистые (рис. 2, *3б*; табл. 1).

Вайи — гипостоматические. Покровные клетки нижней эпидермы из-за сильно извилистых швов имеют лопастные очертания (рис. 2, *3а*). Устьичный аппарат от полоцитного до аномоцитного. Оси устьиц не имеют четкой ориентации по отношению к жилкам. Устьица расположены на уровне нижней эпидермы или слегка выступают над ней. Брюшные стенки замыкающих клеток снабжены кутикулярными валиками, ограничивающими передний и задний дворики.

Хлоренхима состоит из 4—5 слоев лопастных клеток (рис. 1, *3в*) с относительно крупными межклетниками. Слой клеток, примыкающий к верхней эпидерме, расположен более плотно и напоминает столбчатый мезофилл.

Черешок на поперечном срезе в основании округлой формы (рис. 3, *3а*). Под ваией он имеет слабо выраженные «ушки»-выросты с адаксиальной стороны и небольшие углубления по бокам (рис. 3, *3б*; табл. 1, 2).

Как видно на поперечном срезе, черешок покрыт крупноклеточной эпидермой (рис. 3, *3г*). Под ней находятся 2—3 слоя волокон склеренхимы с неодревесневшими оболочками. Оболочки наружных 1—2 слоев этих клеток, включая эпидерму, пропитаны коричневым веществом, наличие суберина не подтверждается.

Глубже волокон находятся клетки основной паренхимы с мелкими межклетниками. Вокруг меристелы (в основании черешка) выявляются 3 группы клеток, заполненных флобафенами — коричневым содержимым, продуктами окисления дубильных веществ. Флобафены обнаружены также вокруг меристел филлоподиев и черешков у видов *Oleandra* (Amoroso, Pava, 1991). В ваиях *A. viviparum* Presl. отмечено бурое содержимое в клетках перицикла (Говырина, Завалишина, 1959). Число меристел варьирует от 1 (в основании черешка) до 2 (под пластинкой вайи). Ксилема на поперечном срезе 2—3-лопастная, состоит преимущественно из спиральных и лестничных трахеид.

***A. adiantum-nigrum*** — полиморфный вид, включает несколько разновидностей, различающихся формой и размером листовых пластинок и характером края перышек. Широко распространен в Северном полушарии (Reichstein, 1984).

В районе нашего исследования характерен для нижней и средней частей лесного пояса. *A. adiantum-nigrum* обитает в дубово-грабовых, буковых лесах, на склонах скал как южной, так и северной экспозиции. Встречается как на затененных участках, так и в более разреженных лесных местообитаниях, в трещинах затененных скал, на камнях, на увлажненной каменистой почве с хорошо выраженным моховым покровом, преимущественно на породах, не содержащих кальций (граниты, гнейсы, песчаники).

Ризом короткий, косогоризонтальный или горизонтальный, длиной 10—25 мм, слабо ветвится до 2—3 порядков. Длина боковых осей — 5—10 мм.

Емкость верхушечной почки — до 14 зачатков вайи. Как и у других описанных видов *Asplenium*, почка густо одета решетчатыми чешуями (Reichstein, 1984). В проксимальной части ризом покрыт остатками черешков разной длины и филлоподиями.

Число вайи — 5—10 (табл. 1). Пластинки вайи — дважды-трижды перистые (рис. 1, *4а*). У данного вида из-за сильного утолщения четко выражены филлоподии. Линейные сорусы (по 5—7) располагаются почти на всех перышках. К спороношению растения переходят на 8—10-й год жизни. Наряду со спороносящими ваями на спорофитах можно наблюдать и вегетативные вайи, меньшие по размерам и более тонкие. Продолжительность жизни вайи более года. Длительность онтогенеза — 11—15 лет.

Верхняя эпидерма перьев состоит из выпуклых клеток, имеющих утолщенные наружные стенки, покрытые кутикулой (рис. 1, *4б*). В плане клетки верхней эпидермы прозенхимные, вытянутые параллельно жилкам, отдельные из них со слабо извилистыми антиклинальными стенками (рис. 2, *4б*; табл. 1).

Покровные клетки нижней эпидермы (и замыкающие клетки устьиц) ориентированы параллельно продольной оси пера, длинные, с извилистыми стенками. Устьичный аппарат от полоцитного до аномоцитного (рис. 2, *4а*).

Хлоренхима дифференцирована наподобие столбчатого и губчатого мезофилла (рис. 1, *4б*). Столбчатый мезофилл состоит из 1 ряда округлых или овальных клеток с мелкими межклетниками. Губчатый мезофилл представлен лопастными ветвящимися клетками с крупными межклетниками.

Форма поперечного сечения черешка (рис. 3, *4*) изменяется от основания к верхушке. В основании у него овальная форма с хорошо выраженными выростами-«ушками». Под пером вайи черешок становится шире (табл. 1, 2).

Черешок (рис. 3, *4г*) снаружи одет толстостенной эпидермой, покрытой кутикулой. Наружные стенки эпидермы сильно утолщены по сравнению с внутренними и антиклинальными. Под эпидермой расположены 3—4 слоя плотно расположенных волокон с неодревесневшими утолщенными оболочками, в верхней части черешка бесцветных, в основании — окрашенных в желтый цвет (опробковение не выявлено). Глубже находятся овальные клетки основной паренхимы. В основную паренхиму погружены меристелы: в черешке — 1, в рахисе — 3 (одна соответствует центральной жилке, 2 мелкие — жилкам следующего порядка) (рис. 3, *4г*). Эндодерма состоит из клеток с сильно утолщенными внутренними тангентальными и радиальными стенками. Ксилема на поперечном срезе обычно 4-лопастная, включает кольчатые (с сильно сближенными широкими кольцами), спиральные и лестничные трахеиды.

## Обсуждение

Анализ специфики биотопов, в которых селятся исследованные виды, позволяет в какой-то степени оценить те экологические условия, которые складываются в них, и сделать предположение о принадлежности папоротников к экологическим группам по отношению к водному и световому режимам.

Изученные растения, являясь горными видами, ведут преимущественно петрофитный образ жизни (хазмофиты), лишь изредка встречаются на почве, комлях стволов и в пещерах. *A. ruta-muraria* предпочитает породы, содержащие кальций.

*A. septentrionale* — обитатель открытых и слабозатененных мест. Остальные виды селятся как в затененных, так и в более разреженных лесных участках. Есть указания (Голицин, Черпакова, 1956), что *A. trichomanes* растет только под пологом леса и при его уничтожении и освещении склонов, гибнет. И. М. Культиасов (1982) отмечает, что у этого вида максимальная потребность в свете в наземных условиях лежит в пределах 1/2 от полной, а в пещерах этот же вид переносит снижение освещенности до 1/1380.

А. В. Фомин (1931) писал, что *A. ruta-muraria*, попадая в климаты разных горных лесов, сильно варьирует и дает ряд форм, из которых одни чаще встречаются в сухих и хорошо освещенных местах, тогда как другие приурочены к местам наиболее влажным и тенистым. В Талыше, по наблюдениям А. М. Аскерова (1973), *A. ruta-muraria* характерен только для безлесных участков.

*A. adiantum-nigrum* обитает в условиях, в которых в большей степени, чем у остальных видов, сохраняется влагообеспеченность субстрата.

*A. ruta-muraria* разные авторы дают неоднозначную экологическую характеристику по отношению к водному режиму. Аскеров (1984) относит его к мезоксерофитам, а Т. К. Горышина (1979) — к ксерофитам, способным впадать в анабиоз, И. И. Гуреева — к ксеромезофитам. Г. Вальтер (1975) называет его пойкилогидричным растением. Как известно, в местах обитания этого папоротника — кальцифита — существует недостаток доступной растению воды. По данным Р. Уиттекера (1980), на тех известняках, где выветривание сопровождается образованием трещин и расщелин, вода свободно стекает вниз, поэтому многие почвы остаются маломощными, каменистыми и относительно сухими. Этот же автор указывает, что растительные сообщества на известняках имеют часто более ксероморфный облик или более приспособлены к сухости, чем аналогичные сообщества на других горных породах в том же районе.

Исходя из специфики биотопов, в которых произрастают исследованные папоротники, последние предположительно могут быть отнесены к следующим экологическим группам по отношению к освещенности и водному режиму: *A. septentrionale* и *A. ruta-muraria* — теневыносливые мезоксерофиты; *A. trichomanes* и *A. adiantum-nigrum* — сциофиты, мезофиты.

Адаптация к неблагоприятным условиям среды у изученных растений шла, вероятно, разными путями и затрагивала разные уровни их организации. Мы коснемся обсуждения только двух из этих уровней.

На организменном (биоморфологическом) уровне приспособления этих видов, вероятно, могут быть сведены к следующему. У них ярко выражен порционный листопад, который сопровождается постепенным и длительным (до 4 лет), как у *A. septentrionale* и *A. trichomanes*, отмиранием перышек, перьев, рахисов и черешков вайи (Силантьева, Шорина, 1996). Длительно сохраняющиеся черешки вайи и филлоподии прошлых лет вместе с обильно ветвящимся ризомом формируют плотную «дерновину». «Дерновина» у папоротников впервые была описана А. П. Хохряковым (1979) на примере видов *Woodsia*. Такая жизненная форма, по-видимому, способствует лучшей защите почек от иссушения в условиях водного дефицита и сильной инсоляции, поскольку на ризомах образуется своеобразная «волосатая муфта» из рахисов и черешков.

К числу приспособлений к водному стрессу у *A. trichomanes* можно отнести наличие 2 генераций вайи. Весной, в условиях благоприятного водоснабжения, возникают сравнительно крупные вайи, летом — более мелкие.

Для всех изученных растений характерны небольшие размеры. Особенно маленькими папоротниками являются *A. septentrionale* и *A. ruta-muraria* (табл. 1). Это связано с небольшой длиной и шириной перьев вайи. Нанизм и редукция листовой поверхности традиционно считаются ксероморфными признаками (Бутник и др., 1991). Однако признаки, сходные с ксероморфозом, могут быть вызваны не только водным дефицитом, но и «пейноморфозом» (Greb, 1953): недостаточным азотным питанием, переувлажнением почвы, нехваткой в ней кислорода и др.

На тканевом и клеточном уровнях у этих папоротников обнаруживаются с разной степенью выраженные как гелиоморфные, так и сциоморфные признаки. Общими для всех видов сциоморфными чертами являются: гипостоматичность вайи, сравнительно небольшое число устьиц на единицу площади пера (табл. 1), извилистые антиклинальные стенки клеток эпидермы, слабая дифференциация или отсутствие дифференциации мезофилла вайи, размещение устьиц выше или вровень с поверхностью эпидермы, губчатый мезофилл из лопастных клеток. По отношению к световому режиму биотопов обнаруживаются и присущие каждому виду структурные особенности. Так, у *A. ruta-muraria* в отличие от других видов более извилистые швы клеток эпидермы (особенно нижней) (табл. 1) и продольные оси устьиц не имеют четкой ориентации по отношению к жилкам. Крупные дланевидные клетки верхней эпидермы *A. trichomanes* компенсируют, вероятно, в определенной степени слабое развитие рыхлого гомогенного мезофилла (табл. 1, 2). Как известно, клетки протонемы пещерного мха *Schistostega osmundacea* (Hedw.) Web et Mohv., имеющие грушевидную форму, обладают способностью фокусировать слабый свет и передавать его на хлоропласты. Возможно, что верхняя эпидерма перьев вайи *A. trichomanes*, состоящая из клеток такой же формы, может выполнять у обитателей пещер сходную функцию. Иными словами, у *A. trichomanes*, по сравнению с другими видами, на первый план выходит большее число сциоморфных черт.

В анатомии вайи изученных папоротников проявляется и синдром гелиоморфизма. У 3 видов: *A. adiantum-nigrum*, *A. ruta-muraria*, *A. septentrionale* — дорсивентральный мезофилл с 1—2 слоями слабо дифференцированной палисадной паренхимы. У последнего вида устьица располагаются рядами в углублениях между жилками.

Таким образом, по отношению к режиму освещенности исследованные папоротники образуют ряд: *A. septentrionale* — наибольшее и *A. ruta-muraria*, *A. adiantum-nigrum*, *A. trichomanes* — наименьшее число гелиоморфных черт.

Как известно, комплекс адаптивных признаков растений трудно разделить на чисто ксероморфные и гелиоморфные, поскольку они обычно перекрываются. Приспособления к недостатку влаги наиболее выражены у *A. septentrionale* и *A. ruta-muraria*. У *A. septentrionale* в связи с очень мелкими узкими перьями вайий соответственно более густая сеть жилок на единицу площади пера (при открытом дихотомическом жилковании). У этого же вида наиболее плотное расположение клеток и бóльшая толщина пластинки вайи (табл. 1). По краю пера под жилками у него находятся тяжи склеренхимы, которые, вероятно, обеспечивают свертывание перьев вайий спороносящей поверхностью наружу, ограничивая тем самым испаряющую поверхность. Тяжи склеренхимы с неодревесневшими оболочками клеток имеются и по краю более мезоморфных перьев *A. trichomanes*.

У *A. ruta-muraria* в черешках присутствуют флобафены. Кстати, у 2 исследованных ранее папоротников-литофитов *Pyrrosia petiolosa* (Christ, Baroni) Ching (Державина, 2001) и *Ceterach officinarum* DC. (Державина, 2000), впадающих в анабиоз в наиболее сухой период года и принадлежащих, вероятно, к пойкилогидричным растениям, в черешках также обнаружены флобафены. Однозначно интерпретировать их присутствие у этих растений не представляется возможным. Трудно объяснить и адаптивный смысл своеобразного размещения (наподобие кранцобкладки) клеток мезофилла вокруг меристел в перьях *A. septentrionale*.

В то же время изученные виды демонстрируют в структуре вайий мезоморфные черты: дифференциацию мезофилла наподобие палисадной и губчатой тканей (*A. septentrionale*, *A. ruta-muraria*, *A. adiantum-nigrum*), губчатую ткань из разветвленных клеток (все виды, кроме *A. septentrionale*).

По степени ксероморфности исследованные папоротники выстраиваются в ряд: *A. septentrionale*, *A. ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *A. adiantum-nigrum*.

Таким образом, у исследованных папоротников при адаптации к водному дефициту и избыточной инсоляции участвуют разные структуры и органы, но в то же время, заселяя сходные биотопы, они выработали ряд одинаковых наборов адаптивных синдромов.

Адаптации на организменном уровне представлены: 1) своеобразной «дернистой» биоморфой, 2) миниатюризацией спорофитов, 3) мелколистностью и(или) сильным расчленением (ажурностью) вайий, 4) вечнозеленым феноритмотипом, 5) «порционным листопадом», 6) способностью впадать в анабиоз (*A. ruta-muraria*).

Иными словами, у этих видов сложился адаптивный тип онтогенеза (Василевская, 1979), который, по мнению Н. И. Шориной и Л. А. Силантьевой (1998), при усилении ксерофилизации менялся в 2 направлениях: 1) его темпы ускорялись, на основе неотении происходила миниатюризация растений (олиготроф *A. ruta-muraria*); 2) темпы онтогенеза замедлялись, увеличивалась его продолжительность, сокращалась фотосинтетическая поверхность (*A. septentrionale*).

На тканевом и клеточном уровнях их адаптации сводятся к: 1) сравнительной мелкоклеточности, 2) гипостоматичности, 3) расположению устьиц в углублениях между жилками (*A. septentrionale*), 4) сравнительно густой сети жилок на единицу площади вайи, 5) гелиоморфным чертам в строении вайий (дорсивентральности мезофилла).

Анализ признаков, отражающих приспособленность видов *Asplenium* к колебаниям гидратуры и световому режиму, позволяет предположить, что эти папоротники не отличаются высокой специализацией и имеют ограниченные возможности приспособлений к условиям широкого экологического диапазона.

Проведенное исследование убедило нас в том, что анатомическая структура этих растений изменялась в определенных таксоноспецифичных пределах. Общими для всех видов признаками являются: «дернистая» биоморфа; расчлененные, пластинчатые, вечнозеленые, мономорфные, гипостоматические вайи; линейные сорусы и индузии; равномерно-губчатый или дорсивентральный мезофилл; от поло- до аномоцитного устьичный аппарат; диктиостела ризомов. Видоспецифичные признаки: форма, размеры, расчленение вайи; форма черешка на поперечном срезе в его основании и под пластинкой ваий; форма ксилемы в меристелах черешка; тип мезофилла; тип устьичного аппарата; наличие воздушной полости и флобафенов в черешках; форма клеток верхней эпидермы на поперечном срезе вайи; толстостенные клетки по краю пера (табл. 2).

Таким образом, в ходе адаптациогенеза у исследованных папоротников рода *Asplenium* существенно изменялся габитус (с сохранением основного типа биоморфы), а анатомическая структура выполняла, вероятно, стабилизирующую роль, «отражая пройденный таксоном путь» (Гамалей, 1999) и ограничивая соответственно ареал экологического распространения видов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Аскеров А. М.* Экологические группы папоротников Талыша (*Polypodiidae* Crong, Takht. W. Zimm.) // Матер. научн. конф. асп. АН АзССР. Баку, 1973. С. 94—95.

*Аскеров А. М.* Папоротники Кавказа (морфология, систематика, экология, география, вопросы филогенеза и народнохозяйственное значение): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Баку, 1984. 49 с.

*Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г.* и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 127 с.

*Бутник А. А., Нигманова Р. А., Пайзиева С. А.* и др. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Ташкент, 1991. 252 с.

*Вальтер Г.* Растительность земного шара. М., 1975. Т. 3. 423 с.

*Василевская В. К.* Развитие экологической анатомии в СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 5. С. 654—664.

*Водичкова В.* Альпинарий. Прага, 1989. 223 с.

*Гамалей Ю. В.* Таксономическая и экологическая специфичность структур и функций растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 1—7.

*Говырина Е. С., Завалишина С. П.* Особенности анатомического строения листа живородящего папоротника *Asplenium viviparum* // Уч. Зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена. 1959. Т. 192. С. 219—223.

*Голицын С. В., Черпакова Н. В.* Применение анатомии в диагностике реликтовых папоротников // Бот. журн. 1956. Т. 41. № 6. С. 862—863.

*Горышина Т. К.* Экология растений. М., 1979. 368 с.

*Гуреева И. И.* Анатомическое строение черешков ваий папоротников (класс *Polypodiopsida*) из Южной Сибири // Флора, растительность и растительные ресурсы России. Томск, 1987. С. 69—84.

*Гуреева И. И.* Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). Томск, 2001. 158 с.

*Державина Н. М.* Некоторые сведения об экологической анатомии *Ceterach officinarum* DC. (*Aspleniaceae*) // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России: Матер. Всерос. науч. конф., посвящ. 100-летию А. Д. Фурсаева. Саратов, 2000. С. 197—199.

*Державина Н. М.* К вопросу об экологической анатомии *Pyrrosia petiolosa* (Christ, Baroni) Ching (*Polypodiaceae*) // Тр. междунар. конф. фитоценол. и систем. высш. раст., посвящ. 100-летию А. А. Уранова. М., 2001. С. 52—53.

*Культиасов И. М.* Экология растений. М., 1982. 384 с.

*Новрузова З. А., Аббасова В. С., Аскеров А. М.* Структурная специализация скальных папоротников // Докл. АН АзССР. 1977. Т. 33. № 9. С. 37—41.

*Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

*Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.

*Серебрякова Т. И.* Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 75—86.

*Силантьева Л. А., Шорина Н. И.* Тенденции биоморфологической эволюции некоторых видов рода *Asplenium* L. в связи с ксерофилизацией // 9-й Московск. совещ. филог. раст. М., 1996. С. 120—122.

*Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

*Фомин А. В.* *Pteridophyta* флоры Кавказа: критическое систематическо-географическое исследование. Юрьев, 1913. 347 с.

*Хохряков А. П.* Жизненные формы папоротникообразных // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251—264.

*Шорина Н. И., Силантьева Л. А.* Особенности онтогенеза некоторых представителей рода *Asplenium* (*Aspleniaceae*) в связи с их ксерофилизацией // Пробл. бот. на рубеже XX—XXI в.: Тез. докл., представл. II (X) съезду Рус. бот. общ-ва. СПб., 1998. Т. 1. С. 93.

*Шретер А. И., Карнишина Л. М.* Использование папоротников флоры СССР в научной и народной медицине // Раст. ресурсы. 1975. Т. 11. Вып. 4. С. 585—597.

*Amoroso V. B., Pava H. P.* Comparative morpho-anatomical studies of two endemic species of *Oleandra* Cav. // Philipp. J. Sci. 1991. Vol. 120. N 4. P. 423—437.

*Bierchorst D. W.* Morphology of vascular plants. N. Y., 1971. 560 p.

*Bir S. S.* Anatomical observations on some indian members of asplenoid ferns // Proc. Indian Nat. Sci. Acad. 1970. Pt B. Vol. 36. N 4. P. 275—287.

*Bower F. O.* The Ferns. // Analytical examination of the criteria of comparison. London, 1923. Vol. 1. 356 p.

*Bower F. O.* Primitive labd plants also known as the *Archegoniatae*. London, 1935. 658 p.

*Greb H.* Der Einflus tiefer Temperatur auf die Wasser-Stickstoffaufnahme der Pflanzen und ihre Bedeutung für das «Xeromorphieproblem» // Planta, 1957. Bd 48. H. 5. S. 523—563.

*Guttenberg H.* Histogenese der Pteridophyten // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1966. Bd 7. Teil 2. 312 S.

*Kramer K. U., Green P. S.* Pteridophytes and gymnosperms. The families and genera of vascular plants. Berlin, 1990. Vol. 1. 404 p.

*Meusel H., Jager E., Weinert E.* Vergleicnende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965.

*Ogura Y.* Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes. Berlin—Stuttgart, 1972. Bd 7. Teil 2. 502 S.

*Reichstein T. R. Aspleniaceae* // Illustrierte Flora von Mitteleuropa / K. U. Kramer. Bd 1. Teil 1. Berlin—Hamburg, 1984. S. 211—275.

*Sadebek R. Pteridophyta* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1902. Teil 1. Abt. 4. S. 1—91.

*Singh T. C. N.* An anatomical and ecological study of some ferns from Mussoorie (North—Western Himalayas) // J. Indian Bot. Soc. 1963. Vol. 42. N 4. P. 475—543.

*Verdoorn Fr.* Manual of pteridology. The Hague, 1938. 640 p.

## SUMMARY

Anatomic and morphological features of four species of ferns of the genus *Asplenium* L. are discussed in relation to their ecology: *A. septentrionale* (L.) Hoffm., *A. trichomanes* L., *A. adiantum-nigrum* L., *A. ruta-muraria* L. With regard of their habitat characteristics, life forms, features of external and internal structure of leaves and petioles, rhythm of seasonal development, an estimation is given of their adaptation capacities to light and water regimes.

---

УДК 581.8 + 582.682.6 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 12

**© М. А. Михайлова,[1] Г. М. Борисовская,[2] Н. В. Ходорова [2]**

# СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПИЯ У ВИДОВ РОДА *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*)

M. A. MIKHAILOVA, G. M. BORISOVSKAYA, N. V. KHODOROVA. THE PERICARP STRUCTURE IN THE GENUS *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9

Поступила 03.09.2002
Окончательный вариант получен 05.07.2003

Исследованы морфология и анатомия плодов у 6 видов из 5 секций рода *Corydalis*. Показано, что вскрывание коробочек у видов этого рода относится к ламинальному продольно-кольцевому типу. Все виды характеризуются мощной сутурально-плацентарной зоной, но различаются ее очертаниями на поперечном срезе, формой склеренхимного тяжа, строением клеток эндокарпия. Диагностическое значение на видовом уровне имеют следующие признаки, характеризующие строение эндокарпия: степень извилистости клеточных стенок, их толщина, расположение и величина пор на антиклинальных стенках, наличие или отсутствие папилл и их форма.

Ключевые слова: анатомия, перикарпий, *Corydalis*.

Род *Corydalis* DC. объединяет более 400 видов, большинство из которых произрастает в горных районах Северного полушария. Наибольшим видовым разнообразием выделяются Юго-Восточный Китай, Гималаи, Тибет. Условия обитания хохлаток достаточно разнообразны: это горные и равнинные леса, каменистые россыпи в альпийском поясе, где они поднимаются на высоты более 5000 м, расселины скал, сухие каменистые склоны, берега ручьев и рек.

Род *Corydalis* отличается значительным разнообразием жизненных форм и структур подземных органов. Эти признаки наряду с деталями строения цветка положены в основу большинства систем рода (Fedde, 1936; Попов, 1937; Wendelbo, 1974; Михайлова, 1981, 1982 а, б, 1983, 1999, 2000; Liden, 1986, 1989, 1995; Wu Cheng-Yih, 1999).

Однако окончательная система рода еще не сложилась, основная дискуссия касается диагностических признаков секций, их объема и подходов к пониманию комплексов близкородственных видов.

Сложность систематики рода *Corydalis* требует привлечения новых диагностических признаков, в частности особенностей анатомо-морфологического строения плодов и семян.

Тем не менее до последнего времени исследования структуры перикарпия касались лишь единичных видов. Так, в обстоятельной сводке I. Roth (1977) упоминаются отдельные признаки строения коробочки только 3 видов рода *Corydalis*. В статье C. R. Gunn (1980) показана значимость морфологии плодов и семян для систематики хохлаток. Исследуя некоторые признаки строения перикарпия, ряд авторов (Kim, Oh, 1987; Oh, Kim, 1988; Fukuhara, M. Liden, 1995) пришли к заключению об их ценности для характеристики секций и подсекций рода *Corydalis*. Работы C. Bruckner (1992, 1993) выявили диагностически важные карпологические признаки для характеристики некоторых секций и определили перспективность дальнейших исследований по анатомии плодов хохлаток. К таким признакам автор относит детали строения стенки плода (форму клеток экзо- и эндокарпия, толщину клеточных оболочек, форму паренхимных клеток мезокарпия, наличие секреторных вместилищ) и плацентарной зоны (ее очертание на поперечном срезе, строение плацентарной эпидермы, форму и размеры тяжа склеренхимных волокон).

Принятая в этих исследованиях схема для характеристики внутриродовых таксонов рода *Corydalis* по анатомическому строению перикарпия включает отдельные несопоставимые признаки, относящиеся к разным видам. Обобщенного описания структуры перикарпия для видов и секций упомянутые авторы не приводят.

Задача настоящей работы — провести рекогносцировочное изучение анатомо-морфологических признаков перикарпия и определить возможности их использования для систематики.

## Материал и методы

Для исследования были выбраны 5 секций рода *Corydalis*: 3 клубневые (*Corydalis*, *Radis-cava* Jrmisch., *Leonticoides* DC.) и 2 не клубневые (*Strictae* (Fedde) Wendelbo, *Sophorocapnos* Turcs.). Для каждой отобраны наиболее характерные, устойчивые, широко распространенные виды. Всего изучено 6 видов.

Материалом для выполнения данной работы послужила коллекция Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), а также фиксированный материал (зрелые плоды), собранный в экспедициях в местах естественного произрастания видов.

**I. Секция *Strictae*** включает многолетние травянистые растения и полукустарнички с каудексом и стержневым корнем. Исследован 1 вид — *Corydalis stricta* Steph ex Fisch. Этот вид встречается на каменистых и щебнистых склонах, мергелевых пестроцветах, песчано-глинистых отложениях, глинисто-солонцеватых местах. Ареал этого вида охватывает Россию (Алтай); Среднюю Азию (Тянь-Шань, Памиро-Алай); Монголию (Монгольский Алтай); Китай (Алтай, Нань-Шань, Кунь-Лунь, Тибет); Индию (Кашмир, Ладак); Пакистан (Балтистан). Изученные образцы: Республика Алтай, Кош-Агачский р-н. Дорога из Кокоря в Чаган-Узун. На глинистых склонах. 21 VII 1994. М. А. Михайлова.

**II. Секция *Sophorocapnos*** — это двулетние травянистые растения со стержневым корнем. Представитель этой секции — *Corydalis pallida* Pers. — растет на галечниках вдоль ручьев и рек, на каменистых осыпях, лесных прогалинах, ветровалах, вдоль дорог, по краю канав, на гарях. Он распространен в России (Приморье, Сахалин, Курилы); Корее; Китае (Северо-Восточный); Японии (Хоккайдо, Хонсю). Изученные образцы: Приморский край, Уссурийский заповедник им. В. Л. Комарова. Дорога на Шкотово, у границы заповедника. Нарушенный участок у дороги. 3 V 1978. М. А. Михайлова.

**III. Секция** ***Leonticoides*** включает многолетние травы с крупным клубнем, в нижней части разделенным на доли, при старении становящимся полым. *Corydalis ledebouriana* Kar. et Kir. растет на глинистых, реже каменистых склонах, в арчевых лесах, чернолесье, в среднем и верхнем поясе гор у пятен тающего снега. Ареал этого вида — Средняя Азия (Джунгарский Алатау, хр. Тарбагатай, Тянь-Шань, Памиро-Алай); Афганистан (Северо-Восточный); Пакистан (Читрал); Китай (Северо-Западный). Изученные образцы: Средняя Азия, система Кугитанг, горы Тор-Капчигай. 12 IV 1977. М. А. Михайлова.

**IV. Секция** ***Corydalis*** представлена многолетниками с небольшим, ежегодно замещающимся шаровидным клубнем. Придаточные корни развиваются только в базальной части клубня. Стебель в нижней части несет чешуевидный лист (за исключением *Corydalis nudicaulis*). В данной работе исследованы 2 вида этой секции: *Corydalis paczoskii* N. Busch и *C. nudicaulis* Regel. Первый вид растет в лесах среди кустарников. Встречается в Восточной Европе (Крым, Причерноморье). Изученные образцы: Крымская обл., окр. г. Севастополя, пос. Балаклава у старой Генуэзской башни в зарослях грабовника. 15 IV 1989. М. А. Михайлова, Ф. А. Михайлов. Второй вид растет среди кустарников в поясе чернолесья и термофильных арчевников, на глинистых склонах у снега. Распространен в Средней Азии (Памиро-Алай, бассейн р. Шахимардан). Изученные образцы: Таджикистан, правый берег р. Пяндж, окр. кишлака Иола, отроги горы Кугифруш, у снежника. 28 V 1981. № 491. М. А. Михайлова.

**V. Секция** ***Radis-cava*** включает многолетники с округло-коническим клубнем, при старении становящимся полым. Придаточные корни развиваются по всей поверхности клубня. Стебель в нижней части без чешуевидного листа. Представитель секции *Corydalis marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers. обитает в лесах среди кустарников. Его ареал — Восточная Европа, Кавказ, Средиземноморье, Малая Азия, Иран. Изученные образцы: Крымская обл., окр. г. Севастополя, г. Белокаменск 2 (Инкерман). Инкерманская долина. Дубовое криволесье. 12 IV 1989. М. А. Михайлова, Ф. А. Михайлов.

Сухие зрелые коробочки предварительно размягчались (не менее 5—7 дней) в смеси спирта, воды и глицерина (1 : 1 : 1). Поперечные срезы перикарпия получали при помощи бритвы, расправляли и просветляли в молочной кислоте и помещали в глицерин. Анализ строения перикарпия по каждому из 6 изученных видов проводился не менее чем в 5-кратной повторности.

Препараты изучали с помощью светового микроскопа МБИ-3, рисунки делали с использованием рисовального аппарата РА-4. Анализ на лигнин проводили действием флороглюцина и HCl, на крахмал и млечный сок — IKI.

Срезы в базальной, срединной и апикальной частях коробочки *C. ledebouriana* выявили различия в строении перикарпия по длине плода: число слоев мезокарпия, а также число сосудов в сутурально-плацентарной зоне максимальны в срединной части плода. Сравнение всех видов проводили на срезах срединной части плода между семенами.

## Результаты исследований и обсуждение

Род *Corydalis* характеризуется паракарпным гинецеем из 2 плодолистиков, верхней продолговатой завязью с 2 и более семязачатками. Столбик одиночный, верхушечный, прямостоячий. Плод — паракарпная димерная одногнездная дву-, многосемянная коробочка стручковидной формы с сохраняющимися столбиком и рыльцем. Семена располагаются около швов срастания плодолистиков в 1 или 2 ряда (рис. 1). Вскрывание коробочки происходит 2 створками за счет разрыва стенки каждого плодолистика вдоль швов срастания, при этом область срастания плодолистиков с фуникулусами остается на плодоножке в виде «рамки» (рис. 1). Такой способ вскрывания плода разными авторами определяется неоднозначно. Так, А. П. Меликян и А. В. Девятов (2001) считают его дизъюнктивным. Более точное определение приводит Р. Е. Левина (1987), называя вскрывание ламинальным продольно-кольцевым. Проведенные нами исследования показали, что разрыв створок коробочки происходит по отделительному слою, образованному 2—3 слоями тонкостенных клеток, прилегающих к клеткам паренхимы с утолщенными оболочками (рис. 2, *3*).

Экзокарпий у всех видов представлен 1 слоем клеток (с устьицами), вытянутых вдоль продольной оси плода (см. таблицу). Виды различаются толщиной наружной стенки клеток экзокарпия. Так, у *C. paczoskii* толщина наружной стенки составляет более 1/4 высоты клеток. Наиболее тонкие (1/6 стенки экзокарпия) — у *C. pallida* (рис. 3, *3*). Принципиальных различий в строении экзокарпия на поперечных и продольных срезах у разных видов не выявлено.

Мезокарпий многослойный, у исследованных видов на поперечном срезе представлен разным числом слоев клеток (см. таблицу): от 4—5 у *C. marschalliana* до 7—8 у *C. stricta*. У одних видов (*C. ledebouriana*, *C. marschalliana*) в зрелых плодах клетки мезокарпия пустые (рис. 2, *4*), у других (*C. pallida*, *C. paczoskii*) заполнены крахмальными зернами, особенно крупными у последнего вида (рис. 3, *3*). В мезокарпии всех видов обнаруживаются отдельные клетки-идиобласты, содержимое которых при действии IKI дает черное окрашивание.

Эндокарпий у изученных видов образован 1 слоем клеток. Их наружные стенки у некоторых видов образуют папиллы разной формы (см. таблицу). У *C. ledebouriana* папиллы туповатые на вершине (рис. 2, *4*), у *C. marschalliana* — заостренные, у *C. nudicaulis* — с оттянутым концом, у *C. paczoskii* — треугольной формы. Папилл нет у *C. stricta* и *C. pallida* (рис. 3, *3*). Ряд различий между видами в строении эндокарпия выявляется на продольных срезах. В частности, это степень извилистости антиклинальных клеточных стенок, что отмечают и другие авторы (Bruckner, 1992, 1993; Fukuhara, Liden, 1995). Так, у *C. ledebouriana* клетки слабо извилистые (рис. 2, *5*), а у *C. pallida* (рис. 3, *5*) и *C. stricta* клетки с крупными лопастями. Виды заметно различаются также по наличию или отсутствию пор в оболочке клеток эндокарпия, их размерам и расположению. Крупные поры наблюдаются в оболочках эндокарпия *C. ledebouriana* (рис. 2, *5*) и *C. nudicaulis*. У *C. stricta* поры локализованы группами на отдельных участках клеточных стенок.

Структура зоны срастания плодолистиков у изученных видов рода *Corydalis* имеет как общие, так и видоспецифические черты. В отечественной литературе место срастания плодолистиков обычно называют сутурой, сутуральной зоной или сутуральным швом. В зарубежных работах эту область обозначают терминами replum или плацентарная зона (Bruckner, 1992; Fukuhara, Liden, 1995, и др.). Поскольку у плодов рода *Corydalis* плацента локализуется в месте срастания плодолистиков, мы считаем более точным термин сутурально-плацентарная зона.

У всех изученных видов в центре сутурально-плацентарной зоны находятся проводящие ткани, которые обычно описывают как концентрический пучок (Bruckner, 1993, и др.). Наши исследования показали, что при его формировании объединяются 4 мелкие жилки, об-

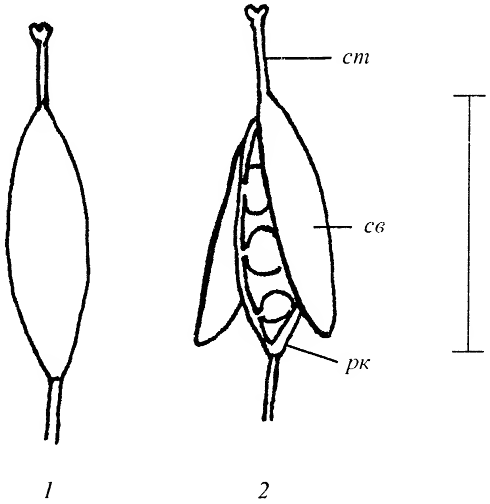


Рис. 1. Морфологическое строение коробочки рода *Corydalis* (схема).

Общий вид: *1* — зрелой коробочки, *2* — раскрывшейся коробочки. *рк* — рамка, *св* — створки, *ст* — столбик. Масштабная линейка — 1 см.

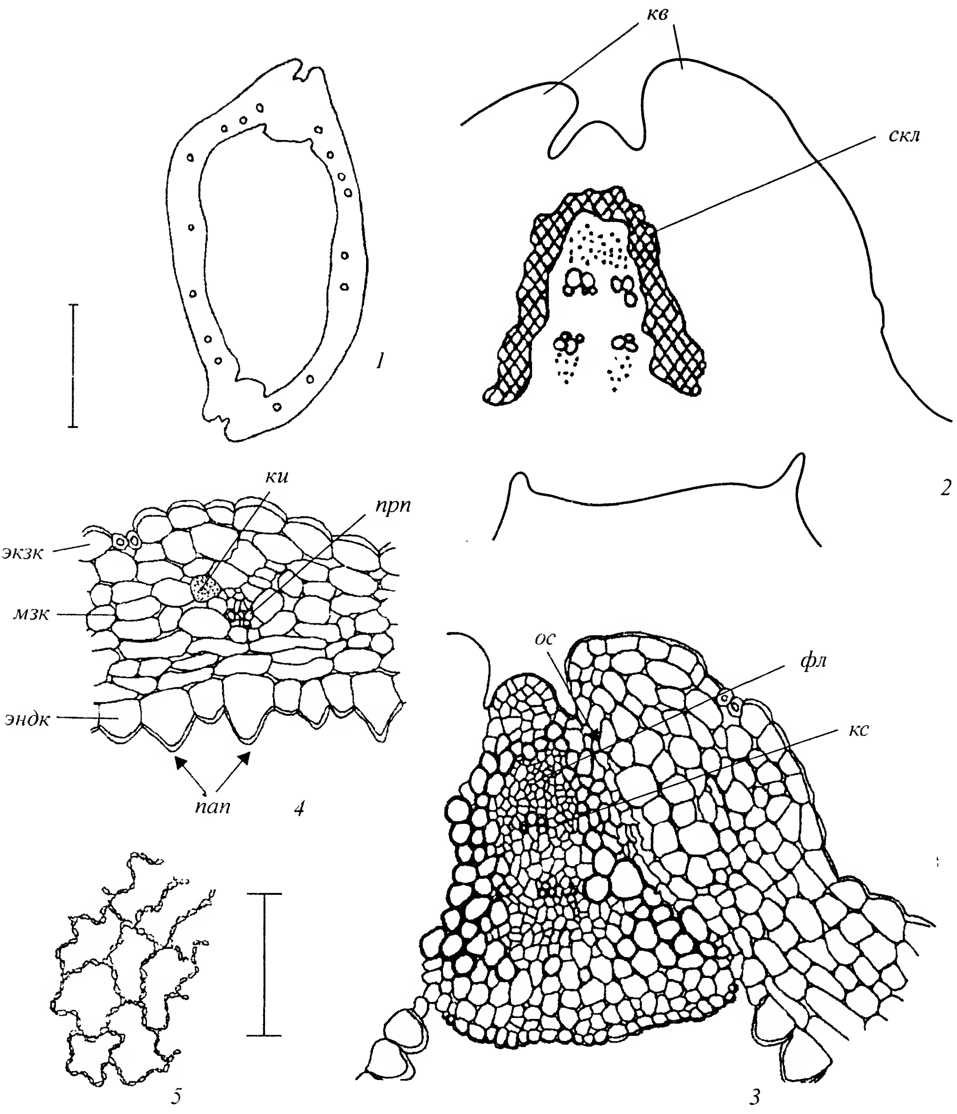


Рис. 2. Строение перикарпия *Corydalis ledebouriana*.

*1* — поперечный срез коробочки (схема); *2, 3* — строение сутурально-плацентарной зоны; *4* — створка коробочки; *5* — эндокарпий в плане. *кв* — крыловидные выросты плодолистиков, *ки* — клетка-идиобласт, *кс* — ксилема, *мзк* — мезокарпий, *ос* — отделительный слой, *пап* — папиллы, *прп* — проводящий пучок, *скл* — склеренхимные волокна, *фл* — флоэма, *экзк* — экзокарпий, *эндк* — эндокарпий. Масштабная линейка: *1* — 1 мм; *2—5* — 0.05 мм.

разующиеся в результате бифуркации 2 проводящих пучков створок. Каждая жилка включает 1—3 сосуда протоксилемы, 2—3 сосуда метаксилемы и 5—12 клеток флоэмы. Пучки обращены друг к другу протоксилемой и обычно выглядят как единый тяж. В месте прикрепления семян от внутренних пучков отходят фуникулярные ответвления.

Сутурально-плацентарная зона у разных видов хохлаток заметно различается по ряду признаков. К их числу относятся ее контуры на поперечном срезе, которые определяются степенью развития крыловидных выростов створок плодов и разрастанием сутурально-плацентарной зоны с наружной и внутренней стороны коробочки. Наружная сторона зоны у *C. marschalliana* и *C. nudicaulis* гладкая, створки не образуют выростов. У *C. paczoskii* эта зона широкая, с невысокими выростами створок коробочки.

Сравнительная характеристика строения

| Вид | Морфология коробочки | | | Перикарпий | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | мезокарпий |
| | форма | длина и ширина, мм | расположение семян | экзокарпий | паренхима |
| Sect. *Leonticoides* DC. *C. ledebouriana* Kar. et Kir. | Овальная | 15—20, 3—4 | Однорядное | Крупные прямоугольные клетки, толщина наружной стенки около 1/5 высоты клетки | 7—8 слоев пустых клеток, наружные из изодиаметрических клеток, внутренние из клеток, слегка вытянутых тангентально |
| Sect. *Corydalis* *C. paczoskii* N. Busch | Линейная | 30—35, 3—4 | » | Крупные прямоугольные клетки, толщина наружной стенки около 1/4 высоты клетки | 5—6 слоев округлых клеток, равномерно заполненных крахмальными зернами |
| *C. nudicaulis* Regel | » | 20—25, 3—4 | » | Крупные прямоугольные клетки, толщина наружной стенки около 1/6 высоты клетки | 5—6 слоев клеток, в верхних слоях округлых, в нижних вытянутых тангентально, в средних слоях неравномерно заполненных крахмальными зернами |
| Sect. *Radiscava* Jrmisch, *C. marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers. | » | 20—25, 5—6 | Двурядное | Крупные прямоугольные клетки, толщина наружной стенки около 1/5 высоты клетки | 4—5 слоев пустых клеток, вытянутых тангентально |
| Sect. *Sophorocapnos* Turcs. *C. pallida* Pers. | Линейная, четковидная | 30—40, 3—5 | Однорядное | Крупные прямоугольные клетки, толщина наружной стенки около 1/6 высоты клетки | 6—7 слоев клеток, неравномерно заполненных крахмальными зернами; в нижних слоях вытянутых тангентально |
| Sect. *Strictae* (Fedde) Wendelbo *C. sricta* Steph ex Fisch. | Продолговато-овальная | 30—36, 6—10 | » | Крупные прямоугольные клетки, толщина наружной стенки около 1/5 высоты клетки | 7—8 слоев пустых клеток, в верхних слоях вытянутых тангентально, в нижних слоях более или менее округлых. Вокруг проводящих пучков склеренхимная обкладка |

У *C. ledebouriana* выросты створок слегка превышают выступ наружной стороны зоны (рис. 2, *3*). У *C. pallida* (рис. 3, *2*) и *C. stricta* наружная сторона зоны имеет щель благодаря сближенным крыловидным выростам створок.

Внутренняя сторона сутурально-плацентарной зоны у *C. pallida* (рис. 3, *2*), сильно вдается в полость коробочки, у остальных видов она лишь слегка выступает. Эндокарпий в этой зоне различается у видов по толщине клеточных оболочек (см. таблицу). Они сильно утолщены и имеют хорошо развитые поры у *C. marschalliana*, *C. nudicau-*

коробочек видов рода *Corydalis*

|  |  |  |  | Плацентарно-сутуральная зона |  |
|---|---|---|---|---|---|
|  | эндокарпий |  |  |  |  |
| секреторные вместилища | форма клеток на парадермальном срезе | наличие и форма папилл | наличие и величина пор | клетки эндокарпия на поперечном срезе | степень развития склеренхимы на поперечном срезе |
| Часто, вблизи проводящих пучков | Слабоизвилистые, поры придают оболочке четковидные очертания | Крупные папиллы с туповатой верхушкой | Крупные, их ширина почти равна или превышает толщину клеточной оболочки | Округлые мелкие с неутолщенной оболочкой | Хорошо развита, имеет форму подковы |
| Редко, вблизи проводящих пучков | Продолговатые, с множеством лопастей | Папиллы редко, слегка заострены на верхушке | Отсутствуют | Округлые мелкие с неутолщенной оболочкой | Слабо развитый тяж над проводящими пучками |
| Крайне редко, вблизи проводящих пучков | Клетки относительно мелкие, очертания извилистые, поры придают оболочке четковидные очертания | Все клетки эндокарпия в форме папилл, заостренных на верхушке | Крупные, распределены равномерно | Округлые мелкие с равномерно утолщенной оболочкой | Хорошо развита, в форме подковы вокруг проводящих пучков |
| Округлые, по 2—3 вблизи проводящих пучков | Крупные, в очертании лопастные | Папиллы довольно часто, с заостренной верхушкой | Отсутствуют | Округлые крупные с равномерно утолщенной оболочкой | Широкое кольцо вокруг проводящих пучков |
| Часто встречаются по всему мезокарпию | Сильно изогнутые, многолопастные | Папиллы отсутствуют | » | Овальные крупные с сильно утолщенной пористой оболочкой | Узкое кольцо вокруг проводящих пучков |
| Редко, вблизи проводящих пучков | Сильно извилистые, с многочисленными лопастями | То же | Крупные, расположены группами | Мелкие округлые с неутолщенной оболочкой | Широкий тяж подковообразной формы и тяжи на границе створок |

*lis* и *C. pallida* (рис. 3, *2*). Отмеченная некоторыми авторами (Bruckner, 1992, 1993) лигнификация оболочек эндокарпия в нашем исследовании не подтвердилась (реакция флороглюцина с HCl). Эндокарпий сутурально-плацентарной зоны у 3 других видов образован мелкими клетками с неутолщенными оболочками (рис. 2, *3*).

Все виды в области срастания плодолистиков содержат тяжи волокон (см. таблицу). По форме тяжа изученные виды можно разделить следующим образом: у *C. pallida* (рис. 3, *2*) и *C. marschalliana* он образует кольцо, внутри которого находятся проводя-

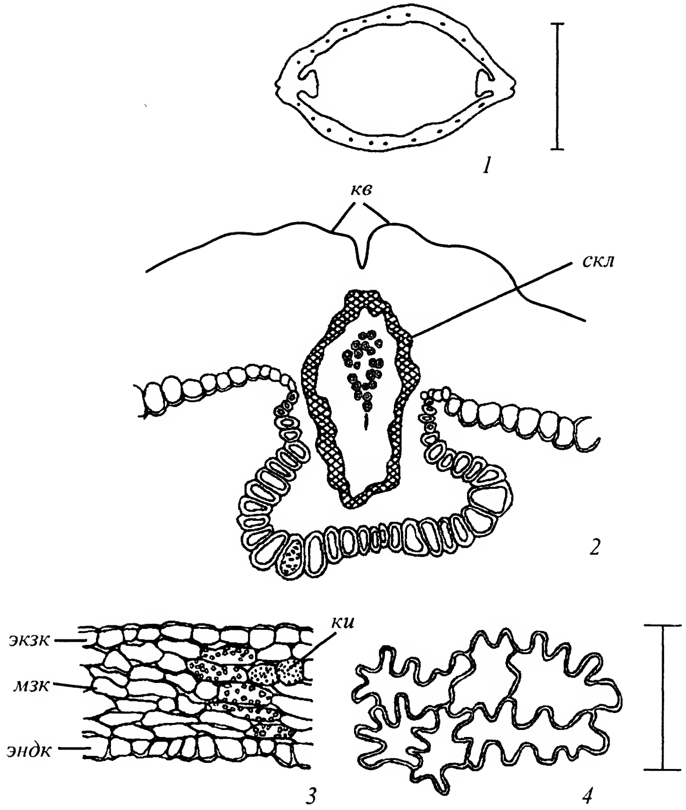


Рис. 3. Строение перикарпия *Corydalis pallida.*

*1* — поперечный срез коробочки (схема); *2* — строение перикарпия в сутурально-плацентарной зоне; *3* — строение створки коробочки; *4* — строение эндокарпия в плане. Условные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабная линейка: *1* — 1 мм; *2—4* — 0.05 мм.

щие пучки. У *C. ledebouriana* (рис. 2, *2*) и *C. nudicaulis* тяж имеет форму подковы, концы которой обращены в полость коробочки и ограничивают проводящие пучки с дорсальной стороны. У *C. stricta* помимо основного тяжа склеренхимных волокон в сутурально-плацентарной зоне, имеющего на поперечном срезе подковообразную форму, в каждой створке образуется дополнительный тяж волокон. Подобное распределение механических тканей, между которыми находится тонкостенная отделительная паренхима, по-видимому, усиливает баллистические свойства плода *C. stricta* при вскрывании. У *C. paczoskii* механическая ткань представлена только небольшим тяжем над проводящими пучками.

## Заключение

Изучение плодов 6 видов из 5 секций рода *Corydalis* выявило общие признаки в строении перикарпия. К ним относятся сходство в строении экзокарпия, небольшое число слоев тонкостенных клеток мезокарпия, наличие в нем клеток-идиобластов, содержимое которых окрашивается IKI. В центре сутурально-плацентарной зоны — небольшой проводящий пучок, к которому прилегают склеренхимные волокна.

Механизм ламинального продольно-кольцевого вскрывания коробочки определяется анатомическим строением стенки плода. Кожистые створки отрываются от рамки по отделительному слою, образованному тонкостенными клетками, которые граничат со склеренхимой сутурально-плацентарной зоны.

Исследованные виды различаются очертаниями этой зоны на поперечном срезе. Ее наружная граница может быть гладкая или с выростами разной величины по краям створок, у некоторых видов образующими узкую щель над этой зоной. С внутренней стороны сутурально-плацентарная зона либо глубоко вдается в полость коробочки, либо равномерно переходит в створки. Клетки эндокарпия этой зоны у разных видов отличаются по толщине оболочек и наличию пор. Видоспецифична степень развития склеренхимы в центре сутурально-плацентарной зоны: на срезе она имеет вид кольца, подковы или небольшого тяжа. Диагностическими признаками в строении стенки плода являются число слоев клеток мезокарпия, наличие в зрелых плодах крахмала, толщина оболочек клеток экзокарпия, наличие или отсутствие папилл, их размер и форма, изогнутость клеточных стенок на продольных срезах, расположение пор.

Сравнение строения плодов у 6 видов хохлаток, принадлежащих к разным секциям, обнаруживает различия не по отдельным признакам, а по их совокупности.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л., 1987. 159 с.

*Меликян А. П., Девятов А. Г.* Основные карпологические термины. Справочник. М., 2001. 47 с.

*Михайлова М. А.* Критический обзор подсекции *Strictae* (Fedde) Wendelbo рода *Corydalis* Vent. (*Fumariaceae*) // Новости сист. высш. раст. 1981. Т. 18. С. 191—196.

*Михайлова М. А.* О некоторых среднеазиатских видах рода *Corydalis* Vent (*Fumariaceae*) // Новости сист. высш. раст. 1982а. Т. 19. С. 81—98.

*Михайлова М. А.* Критический обзор хохлаток (*Corydalis* Vent., *Fumariaceae*) секции *Archaeocapnos* M. Pop. // Новости сист. высш. раст. 1982б. Т. 19. С. 98—105.

*Михайлова М. А.* Род *Corydalis* Vent. во флоре СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с.

*Михайлова М. А.* К систематике кавказских желтоцветковых хохлаток из секции *Dactylotuber* рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 110—113.

*Михайлова М. А.* К систематике секции *Oreocapnos* рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 180—182.

*Попов М. Г.* Род хохлатка — *Corydalis* Medic. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 646—717.

*Bruckner C.* Gynoecium ontogeny and carpology in *Corydalis* DC. section *Cheilanthifoliae* Liden (*Fumariaceae*) // Flora. 1992. Vol. 187. P. 299—316.

*Bruckner C.* Comparative carpology in the tuber-bearing sections and sect. *Capnogorium* of *Corydalis* DC. (*Fumariaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1993. Vol. 115. N 3. P. 367—420.

*Fedde F. Corydalis* // Engler A. und Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig. 1936. Bd 17b. S. 121—136.

*Fukuhara J., Liden M.* Pericarp anatomy in *Fumariaceae* — *Fumarioideae* // Bot. Jahrb. Syst. 1995. Vol. 117. N 4. P. 499—530.

*Gunn C. R.* Seeds and fruits of *Papaveraceae* and *Fumariaceae* // Seed Sci. and Technol. 1980. Vol. 8. N 1. P. 3—58.

*Kim Y. S., Oh B. U.* A taxonomic study of Korean *Corydalis* on the anatomical characters // Korean J. Plant. Tax. 1987. Vol. 17. P. 167—188.

*Liden M. Fumariaceae* // Castroviejo S. et al. (eds). Flora Iberica. Madrid. 1986. Vol. 1. P. 431—469.

*Liden M.* The genus *Corydalis* in Nepal // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 1989. Vol. 18. N 6. P. 479—539.

*Liden M.* A revision of *Corydalis* sect. *Fumarioides* Liden. Part II // Rheedea. 1995. Vol. 5. P. 1—36.

*Oh B. U., Kim Y. S.* The taxonomic characters of Korean *Corydalis* (*Fumariaceae*) and its significance in phylogenetic consideration // Korean J. Plant. Tax. 1988. Vol. 18. P. 33—51.

*Roth I.* Fruits of Angiosperms // Hand. Pflanzenanat. Berlin—Stuttgart, 1977. Band 4. Teil 1. 675 S.

*Wendelbo P. Corydalis* // Rechinger K. H. Flora Iranica. Graz, 1974. N 110. P. 1—23.

*Wu Cheng-Yih.* Flora Reipublicae Popularis Sinicae. T. 32. Science Press 1999. P. 96—599.

## SUMMARY

The dehiscence of *Corydalis* capsules is defined as laminal longitudinal-ring type. Mature capsules of *Corydalis stricta*, *C. pallida*, *C. ledebouriana*, *C. paczoskii*, *C. nudicaulis* and *C. marschalliana* from 5 sections are characterized by similar pericarp structure. Diagnostic significance of features connected to endocarp structure is shown, namely degree of endocarp cell wall sinuation, presence and shape of papillas etc. All species are characterized by extensive placental-sutural zone but differ in its configuration, as well as sclerenchima strand configuration and endocarp cells structure.

УДК 581.13

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 12

© О. Д. Быков

# ФОТОСИНТЕЗ И ТЕМНОВАЯ ФИКСАЦИЯ $CO_2$ ЛИТОРАЛЬНЫХ МАКРОВОДОРОСЛЕЙ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В УСЛОВИЯХ ПОЛЯРНОЙ НОЧИ

O. D. BYKOV. PHOTOSYNTHESIS AND $CO_2$ DARK FIXATION IN THE BARENTS SEA LITTORAL MACRO ALGAE IN CONDITIONS OF POLAR NIGHT

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 06.06.2003
Окончательный вариант получен 12.08.2003

В близких к естественным условиям с помощью изотопа углерода $^{14}C$ изучали фотосинтез и темновую фиксацию $CO_2$ представителей литоральных макроводорослей Баренцева моря в районе Дальнезеленецкой губы в конце января—начале февраля 2001 г. Исследования показали, что в светлый период суток скорость истинного фотосинтеза составляет 1—2 мг $CO_2$/ч · $г_{сухой\ массы}$, а гетеротрофной фиксации $CO_2$ — на порядок меньше. В опытах с водорослями, находившимися в море в течение одного месяца в темноте, численные значения этих показателей сразу после темноты оказались еще более низкими, однако доля темновой фиксации $CO_2$ повысилась. Последующая экспозиция водорослей на естественном и непрерывном искусственном освещении в течение недели привела к повышению скорости фотосинтеза и в меньшей мере темновой фиксации $CO_2$. Расчет суточного баланса показал, что доля темновой фиксации $CO_2$ макрофитами в конце января—начале февраля от общей составляет 15—30 %, а в середине декабря (неопубликованные данные 1999 г.) — 20—60 %, причем максимальными величинами темновой фиксации $CO_2$ обладали бурые водоросли, особенно *Fucus vesiculosus*. Выдвинута гипотеза, что с сокращением фотопериода доля темновой фиксации $CO_2$ макрофитами в общем балансе углерода возрастает, а с увеличением фотопериода, наоборот, уменьшается.

Ключевые слова: макроводоросли литорали Баренцева моря, фотосинтез, темновая (гетеротрофная) фиксация $CO_2$, углерод $^{14}C$, суточный баланс ассимиляции углерода.

Фотосинтетическая активность макроводорослей Баренцева моря в течение года претерпевает сезонные изменения (Тиховская, 1940; Lyutova et al., 1967). В зимние месяцы в условиях полярной ночи фотосинтетический аппарат их ослаблен, но не инактивирован полностью. На северном побережье Кольского п-ова даже в декабре в условиях наиболее короткого светового периода водоросли на литорали способны осуществлять фотосинтез, что было показано с помощью радиоуглерода $^{14}C$ (наши неопубликованные данные). В естественных условиях полярной ночи главным лимитирующим фактором фотосинтеза является очень низкая освещенность (порядка 1 Вт/м$^2$ ФАР), уровень которой нередко оказывается ниже светового компенсационного пункта. В силу этого видимый фотосинтез часто имеет нулевое или даже отрицательное значение, что считается как отсутствие фотосинтеза или как видимое дыхание. Применение углерода $^{14}C$ в данном случае позволяет измерить истинный фотосинтез (точнее — близкую к нему величину) даже тогда, когда видимый фотосинтез, определяемый другими методами (например, методом Винклера или инфракрасного газового анализа), отсутствует. Согласно нашим данным, полученным в середине декабря 1999 г. на побережье Баренцева моря в районе Дальнезеленецкой губы на опытной станции Дальние Зеленцы Мурманского морского биологического института РАН (ММБИ), истинный фотосинтез литоральных водорослей в наиболее короткий светлый период суток в естественных условиях освещения (0.5—1.5 Вт/м$^2$) и при температуре воды –2—0 °С для разных видов водорослей варьировал в пределах 0.04—0.28 мг $CO_2$/ч · $г_{сухой\ массы}$ при средней величине $0.13 \pm 0.06$ мг $CO_2$/ч · $г_{сухой\ массы}$. В связи с тем что с конца декабря светлый период суток начинает возрастать, можно было ожидать увеличения фотосинтеза в конце января—начале февраля, когда над горизонтом появляется солнце и светлый период суток с каждым днем увеличивается. Наоборот, с сокращением длительности светового периода можно было ожидать ослабления фотосинтеза. Последнее особенно четко должно проявляться при длительном нахождении водорослей в полной темноте. Такие условия были реализованы в Дальних Зеленцах с конца декабря 2000 г. Г. М. Воскобойниковым и М. Н. Макаровым, поместившими на 1 мес образцы литоральных водорослей в темный водопроницаемый мешок, закрепленный на морском буе. Находясь в мешке, водоросли достаточно хорошо аэрировались, омывались морской водой, но были без света. В задачу работы входило проверить справедливость предположения о зависимости кинетики фотосинтеза от продолжительности светового периода, а также определить обратимость наблюдаемых изменений.

## Материал и методы

Объекты исследования — вегетирующие части талломов водорослей *Ascophyllum nodosum*, *Fucus serratus*, *F. vesiculosus*, *Palmaria palmata*, *Enteromorpha prolifera*. Часть из них (*Fucus vesiculosus*, *Palmaria palmata*, *Enteromorpha prolifera*) собирали на литорали после отлива воды в день опыта (27.01.2001) или накануне опыта вечером (31.01.2001) и держали до взятия проб в темноте в морской воде при температуре около 0 °С. Другую часть водорослей (*Ascophyllum nodosum*, *Enteromorpha prolifera*, *Fucus serratus*, *F. vesiculosus*), находившихся в течение месяца в темноте в мешке, привязанном к морскому бую, использовали в двух других опытах. Первый был проведен сразу после длительной темноты (23.01.2001), второй — через неделю (1.02.2001), причем первые 4 дня водоросли находились на естественном освещении, а последние 3 дня — под непрерывным освещением лампами дневного света ЛД-40 (освещенность на уровне водорослей 700—800 лк или 3.0 ± 0.2 Вт ФАР/м$^2$) и барботировались воздухом.

Фотосинтез и темновую фиксацию $CO_2$ определяли радиометрическим методом, используя меченую морскую воду, содержавшую $CO_2$, карбонатные и бикарбонатные ионы, меченные углеродом $^{14}C$ с удельной радиоактивностью 84 кБк/$CO_2$ мг и с общим углеродным пулом (в пересчете на $CO_2$) 94 мг/морской воды л. Удельная радиоактивность была приготовлена с таким расчетом, чтобы за 1 ч световой экспозиции растительного материала можно было бы регистрировать минимальный фотосинтез порядка 0.1 мг $CO_2$/ч · $г_{сухой\ массы}$. На 3 пробы водорослей сырой массой 1.5 г каждая брали 100 мл меченой морской воды, содержавшей 9.4 мг $CO_2$ (включая карбонат-бикарбонатные ионы) и около 800 кБк $^{14}C$, непосредственно перед опытом доведенной тремя мл 0.01 н HCl до pH = 7.5—8.0.

Фотосинтез проводили в течение 1 ч в лабораторных условиях, приближенных к естественным условиям светового периода полярной ночи, — под лампами дневного света ЛД-40 (освещенность растительного материала составляла 3.0 ± 0.2 Вт ФАР/м$^2$) при температуре воды 0 ± 1 °С. В качестве ассимиляционных камер использовали прозрачные пластиковые сосуды емкостью 500—600 мл, закрепленные на аппарате для перемешивания жидкостей. Перед экспозицией с углеродом $^{14}C$ растительный материал адаптировали к условиям эксперимента — выдерживали на свету (при измерении фотосинтеза) или в темноте (при измерении темновой фиксации $CO_2$) 20—30 мин в чистой морской воде без радиоактивной метки для снятия возможных индукционных эффектов. По окончании опыта меченую воду сливали, водоросли промывали 5—6 раз морской водой и пробы фиксировали в термостате при 95—100 °С. Радиоактивность в пробах определяли на сухом измельченном материале, используя стандартную радиометрическую аппаратуру отечественного производства (установки ПСТ-100 и ПП-16) для мягкого β-излучения. По данным радиоактивности высушенного материала рассчитывали скорость фотосинтеза или темновой (гетеротрофной) фиксации $CO_2$ (Заленский и др., 1955).

## Результаты

Данные о скорости фотосинтеза и темновой фиксации $CO_2$ в конце января у 3 видов литоральных макроводорослей приведены в табл. 1. Из нее видно, что при низкой освещенности, по порядку величины соответствующей максимальной в светлый период полярной ночи в конце января, интенсивность истинной ассимиляции $CO_2$ на свету у водорослей находилась в пределах 0.5—1—2 мг $CO_2$/ч · $\text{г}_{\text{сухой массы}}$. Что касается гетеротрофного поглощения углекислого газа, то наибольшие значения при нулевой температуре приближались к величине 0.1 мг $CO_2$/ч · $\text{г}_{\text{сухой массы}}$, а наименьшие — к 0.05 мг $CO_2$/ч · $\text{г}_{\text{сухой массы}}$. В процентном выражении темновая фиксация $CO_2$ составляла 4—8 % от фотосинтеза, причем у бурой водоросли (*Fucus vesiculosus*) этот показатель был в 2 раза выше, чем красной (*Palmaria palmata*) и зеленой (*Enteromorpha prolifera*) водорослей. Некоторое ослабление фотосинтеза и темновой фиксации $CO_2$ в опыте от 31 января по сравнению с опытом от 27 января объясняется, по-видимому, бо́льшим интервалом времени между сбором материала и проведением анализа.

Месячный период темноты существенно сказался на кинетике фотосинтеза водорослей (табл. 2, данные от 23.01.2001). Сразу после темноты скорость фотосинтеза была на порядок ниже, чем у водорослей, находившихся в естественных условиях освещения (ср. с данными табл. 1). В отношении гетеротрофной (темновой) фиксации $CO_2$ аналогичные различия были невелики. Вместе с тем уже через неделю, в течение которой водоросли получали естественный и непрерывный свет низкой освещенности, темновая фиксация углекислоты и особенно фотосинтез у них заметно возросли (табл. 2, данные от 1.02.2001). Это свидетельствует о способности водорослей достаточно быстро восстанавливать активность названных функций в благоприятных условиях.

## Обсуждение

Данные, представленные в табл. 1, позволяют примерно оценить долю темновой фиксации $CO_2$ в общем балансе поглощения углерода морскими водорослями за полярные сутки. В конце января светлый период (преимущественно рассеянный свет от солнца, находящегося за горизонтом) составляет не более 4 ч. В это время основным процессом поглощения $CO_2$ является фотосинтез. В остальные 20 ч происходит темновая фиксация углерода. Используя данные табл. 1 и названные промежутки света и темноты, нетрудно рассчитать долю фотосинтеза и долю темновой фиксации углерода в углеродном балансе литоральных макроводорослей за сутки (табл. 3).

Таким образом, доля темновой фиксации $CO_2$ в углеродном балансе макрофитов в конце января составляет 15—30 %, причем у *Fucus vesiculosus* эта доля максимальная. Приведенные в табл. 3 расчетные данные, возможно, несколько завышают долю фотосинтеза и занижают долю темновой фиксации, так как освещенность в 700—800 лк соответствует, скорее, максимальной освещенности за светлый период полярного дня в конце января, а не средней величине. Следует заметить, что в середине декабря, когда светлый период полярной ночи составлял около 2 ч и освещенность была заметно ниже, чем в конце января, доли углерода, поглощенного при фотосинтезе и во время темновой фиксации $CO_2$ за сутки, были другими — для *Fucus vesiculosus* они составляли соответственно 40 и 60 %, для *Palmaria palmata* — 79 и 21 %, для зеленой водо-

ТАБЛИЦА 1

Фотосинтез и темновая фиксация $CO_2$ макроводорослей в конце января (мг $CO_2$/ч · $\text{г}_{\text{сухой массы}}$)

| Вид водорослей | Фотосинтез (PS) | | | Темновая фиксация $CO_2$ (DF) | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | а | б | среднее | а | б | среднее | доля от PS, % |
| *Fucus vesiculosus* | 0.93 | 0.54 | 0.73 | 0.082 | 0.040 | 0.061 | 8.4 |
| *Palmaria palmata* | 1.87 | 1.56 | 1.71 | 0.077 | 0.048 | 0.062 | 3.6 |
| *Enteromorpha prolifera* | 1.10 | 1.09 | 1.09 | 0.076 | 0.047 | 0.061 | 5.6 |

Примечание. Условия опытов: температура 0—1 °C, освещенность при фотосинтезе 700—800 лк; а — опыт 27.01.2001, образцы водорослей собраны утром в день его проведения; б — опыт 31.01.2001, образцы водорослей собраны накануне вечером.

## ТАБЛИЦА 2

Фотосинтез и темновая фиксация $CO_2$ макроводорослей, находившихся один месяц в темноте (мг $CO_2$/ч · $г_{сухой\ массы}$)

| Вид водорослей | Фотосинтез | | Темновая фиксация $CO_2$ | |
|---|---|---|---|---|
| | 23.01.2001 | 01.02.2001 | 23.01.2001 | 01.02.2001 |
| *Ascophyllum nodosum* | — | 1.51 | — | 0.18 |
| *Enteromorpha prolifera* | 0.045 | — | 0.05 | — |
| *Fucus vesiculosus* | 0.14 | 3.95 | 0.09 | 0.26 |
| *F. serratus* | 0.15 | 1.84 | 0.07 | 0.17 |

## ТАБЛИЦА 3

Абсолютные и долевые значения фотосинтеза (PS) и темновой фиксации $CO_2$ (DF) в суточном балансе углерода водорослей в конце января—начале февраля

| Вид | PS | DF | PS + DF | PS | DF | PS + DF |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | мг $CO_2$/ч · $г_{сухой\ массы}$ | | | доля от суммы PS + DF, % | | |
| *Fucus vesiculosus* | 2.92 | 1.22 | 4.14 | 70 | 30 | 100 |
| *Palmaria palmata* | 6.84 | 1.24 | 8.08 | 85 | 15 | 100 |
| *Enteromorpha prolifera* | 4.36 | 1.22 | 5.58 | 78 | 22 | 100 |

Примечание. PS — истинный фотосинтез за 4 ч при освещенности 700—800 лк; DF — темновая фиксация $CO_2$ за 20 ч.

росли *Acrosiphonia arctica* — 50 и 50 %. На основании этих данных можно высказать гипотезу, что с укорочением светлого периода и понижением освещенности доля темновой фиксации в общем балансе поглощения $CO_2$ увеличивается и в условиях полярной ночи может превышать долю поглощения $CO_2$ при фотосинтезе. Эта гипотеза находит подтверждение и в опытах с макрофитами, находившимися в течение месяца в условиях полной темноты (табл. 2). В этих опытах в день извлечения водорослей из темного мешка фотосинтез в условиях, близких к естественным, был очень низким и в расчете на 1 ч был одного порядка, что и скорость темновой фиксации $CO_2$. Если же рассчитать доли участия фотосинтеза и темновой фиксации $CO_2$ в суточном балансе углерода в конце января у таких водорослей, то окажется, что доля темновой фиксации $CO_2$ в 2—5 раз превышает долю фотосинтетического поглощения $CO_2$ в течение полярных суток (табл. 4, опыт от 23.01.2001).

Следует отметить, что через неделю, в течение которой макрофиты находились на естественном дне, а затем были переведены на постоянное, хотя и слабое освещение (700—800 лк), их фотосинтетическая активность возросла более чем на порядок, а скорость темновой фиксации $CO_2$ лишь в 2.5—3 раза. При этом суточные доли этих процессов изменились на обратные по сравнению с предыдущим случаем (табл. 4, данные опыта 01.02.2001).

Причины роста фотосинтеза, по-видимому, обусловлены пробуждением активности ферментных систем под действием света и восстановительного цикла Кальвина. Возможно, именно непрерывный свет в течение последних 3 дней привел к тому, что ослабевшие за месячный срок пребывания в темноте водоросли достигли уровня фотосинтеза свежих водорослей, собранных с литорали, и даже его несколько превысили (сравните фотосинтез *Fucus vesiculosus* табл. 1 и 2 или 3 и 4). Что касается кинетики темновой фиксации $CO_2$, то ее изменения менее значительны, чем фотосинтеза, хотя недельный «реабилитационный» период также сказался на росте данного показателя. По результатам проведенных опытов отношение между фотосинтезом и темновой фиксацией $CO_2$, а также сами эти величины зависят от продолжительности перио-

ТАБЛИЦА 4

Абсолютные и долевые значения фотосинтеза (PS) и темновая фиксация $CO_2$ (DF) водорослей, находившихся 1 мес в темноте

| Виды | Опыт 23.01.2001 | | | Опыт 01.02.2001 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | PS | DF | PS + DF | PS | DF | PS + DF |
| *Ascophillum nodosum* | — | — | — | 6.04<br>63 | 3.6<br>37 | 9.64<br>100 |
| *Enteromorpha prolifera* | 0.18<br>15 | 1.00<br>85 | 1.18<br>100 | — | — | — |
| *Fucus vesiculosus* | 0.56<br>24 | 1.8<br>76 | 2.36<br>100 | 15.8<br>75 | 5.2<br>25 | 21.0<br>100 |
| *F. serratus* | 0.60<br>30 | 1.4<br>70 | 2.0<br>100 | 7.36<br>68 | 3.4<br>32 | 10.76<br>100 |

Примечание. PS — истинный фотосинтез в конце января—начале февраля за 4 ч при освещенности 700—800 лк; DF — темновая фиксация $CO_2$ в конце января—начале февраля за 20 ч; числа над чертой — мг $CO_2$/ч · $г_{сухой\ массы}$, цифры под чертой — % от суммы PS + DF.

да пребывания водорослей в темноте. Если этот период не слишком велик и близок к естественному, то он способствует некоторому увеличению отношения фотосинтеза к темновой фиксации $CO_2$. В опыте от 31.01.2001, когда образцы водорослей были собраны накануне вечером и находились в темноте более длительный срок, чем в опыте от 27.01.2001 (сбор водорослей утром), у водорослей *Fucus vesiculosus*, *Palmaria palmata*, *Enteromorpha prolifera* отношение фотосинтез / темновая фиксация $CO_2$ было соответственно 13.5, 32.5, 23.2, а в опыте от 27.01 — 11.03, 24.3, 14.5, т. е. на 20—30 % меньше. После длительного пребывания водорослей в темноте физиологическое состояние водорослей было существенно иным. В этом случае наблюдалась сильная инактивация фотосинтеза, сопровождавшаяся ослаблением темновой фиксации $CO_2$ (опыт от 23.01.2001). При этом отношение фотосинтез / темновая фиксация $CO_2$ для водорослей *Enteromorpha prolifera*, *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* составило соответственно 0.9, 1.5, 2.1 — на порядок меньше тех значений, которые были в опытах от 27 и 31 января. После недельного «реабилитационного» периода, в течение которого водоросли находились на естественном, а затем на непрерывном искусственном освещении, отношение фотосинтез / темновая фиксация $CO_2$ для водорослей *Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*, *F. serratus* выросло до величин 8.4, 15.2, 10.8.

При расчете абсолютных и относительных значений темновой фиксации $CO_2$, приведенных выше, не учитывалась способность водорослей гетеротрофно фиксировать $CO_2$ во время светового периода. Если считать, что кинетика темновой фиксации углекислоты не зависит от света, то относительные величины (доли) ее участия в суточном балансе углерода, приведенные в табл. 3 и 4, надо умножить на коэффициент 1.2 (отношение 24/20).

Подводя итог проведенной работе, отметим ее наиболее важные результаты.

Макроводоросли литорали Баренцева моря сохраняют способность к фотосинтезу и темновой фиксации $CO_2$ в условиях полярной ночи и длительного пребывания в полной темноте. Потенциальные возможности водорослей восстанавливать и активизировать свои физиологические функции после длительного пребывания в темноте реализуются при повышении освещенности и увеличении продолжительности фотопериода. Продолжительность темнового периода изменяет отношение фотосинтез / темновая фиксация $CO_2$. Близкий к естественному темновой период способствует увеличению этого отношения, длительный период, наоборот, приводит к его уменьшению. В суточный баланс органического вещества водорослей существенный вклад вносит темновая фиксация $CO_2$, доля которой растет с уменьшением светового периода.

## Благодарности

Данная работа является частью научных исследований, проводимых в Дальних Зеленцах в рамках научного сотрудничества Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН с Мурманским морским биологическим институтом РАН. Руководителю этих исследований, заведующему Лабораторией альгологии ММБИ Г. М. Воскобойникову, а также старшему научному сотруднику лаборатории М. В. Макарову автор выражает искреннюю благодарность за предоставленную возможность участвовать в исследованиях и помощь при проведении работы.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л.* Методы применения радиоактивного углерода $C^{14}$ при изучении фотосинтеза растений. М.; Л., 1955. 90 с.

*Lyutova M. I., Zavadskaya I. G., Luknitskaya A. F., Feldman N. L.* Temperature adaptation of cells of marine and freshwater algae // The Cell and Environmental Temperature / Ed. by A. S. Troshin. 1967. P. 166—172.

*Тиховская З. П.* Сезонные изменения продуктивности и фотосинтеза *Laminaria saccharina* в губе Дальнезеленецкой Баренцева моря // Докл. АН СССР. 1940. Т. 29. № 2. С. 122.

### SUMMARY

The photosynthesis and dark fixation of $CO_2$ in representatives of littoral macro algae were studied in close-to-natural conditions, using the carbon isotope $^{14}C$ in the Barents Sea (Dalnezelenetskaya Gulf) during the late January — early February of 2001. It was shown that during the light part of the day the rate of true photosynthesis was 1—2 mg $CO_2$ per gram of dry algae per hour, and that of $CO_2$ dark fixation was by an order smaller. In experiments with algae kept in the sea for one month in darkness, these values were even lower directly after the dark, although the kinetics of $CO_2$ dark fixation in comparison to photosynthesis increased. The subsequent placement of the algae under natural and continuous artificial light for a week led to an increase in the rate of photosynthesis and, in a smaller degree, of $CO_2$ dark fixation. The calculation of the daily balance showed that the portion of $CO_2$ dark fixation by macrophytes is 15—30 % of the total value in late January — early February and 20—60 % in mid-December (1999 data). The highest portion values of $CO_2$ dark fixation were observed in brown algae, especially *Fucus vesiculosus*. Based on the experimental data, it was hypothesized that the portion of $CO_2$ dark fixation in the overall balance of carbon assimilation in littoral macrophytes increases with the shortening of the photoperiod.

---

УДК 581.55.630*182.21

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 12

© **А. М. Крышень**

# СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО СООБЩЕСТВА ВЕЙНИКОВОЙ ВЫРУБКИ. 2. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДОМИНАНТОВ

A. M. KRYSHEN. STRUCTURE OF SMALL-REED CLEAR-CUTTING COMMUNITY. 2. INTERACTIONS OF DOMINANTS

Институт леса Карельского научного центра РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Тел. (8142) 769679
Факс (8142) 769600
E-mail: kryshen@krc.karelia.ru

Поступила 26.06.2002
Окончательный вариант получен 11.03.2003

Изучались взаимоотношения доминантов растительного сообщества вейниковых вырубок на 220 учетных площадках и 20 постоянных пробных площадях. Взаимоотношения оценивались по изменению обилия совместно произрастающих видов с 3-го по 5-й год после рубки древостоя. Рассматривались следующие варианты изменения покрытия каждого вида: 1) проективное покрытие уменьшилось, 2) покрытие вида не изменилось и 3) проективное покрытие увеличилось. Достоверность взаимодействия видов определялась с помощью $\chi^2$. Полученные сведения дополнялись результатами факторного и дисперсионного анализов. Проведенные исследования показали, что взаимоотношения доминантов растительного покрова изменчивы и зависят от конкретной ситуации. Иван-чай и возобновление древесных пород являются достаточно сильными конкурентами злаков и создают условия для выживания видов разнотравья, сохраняя, таким образом, видовое разнообразие сообщества.

Ключевые слова: структура растительного сообщества, взаимоотношения растений, видовое разнообразие, вырубка.

При обсуждении структуры растительного сообщества различают внутреннюю и внешнюю структуры (Василевич, 1983; Ипатов, Кирикова, 1997), при этом внутренней структурой растительного сообщества считают взаимоотношения ценоэлементов его слагающих, в то время как внешняя структура определяет положение сообщества в биотопе и его функционирование как целого. Но, учитывая то, что растения в фитоценозе связаны в основном опосредованно — через изменение химических и физических свойств почвы (Мина, 1967; Рахтеенко и др., 1968; Карпачевский и др., 1987; Breeman et al., 1997), атмосферы (Лащинский, 1981; Messier et al., 1998), через изменение состава микроорганизмов (Крышень, Кивиниеми, 1990; Гродницкая, 1996; Westover et al., 1997), разделить внутреннюю и внешнюю структуры сообщества возможно только теоретически. В то же время надо учитывать, что изменение растением одних условий может вызвать немедленную реакцию соседа, а на изменение других реакции может и не быть (Harper, 1977). Значение взаимоотношений растений в структуре и динамике растительных сообществ подчеркивалось В. Н. Сукачевым и подтверждалось многочисленными исследованиями (Карпов, 1967; Миркин и др., 1967; Tilman, 1982; Павлов и др., 1998). Традиционная российская фитоценология (Пачоский, 1921; Сукачев, 1931; Раменский, 1971) рассматривает растительное сообщество как особое образование со своей особой средой, а не как механическое соединение растений. В то же время и механический подход в последнее время популярен, так как он позволяет с легкостью моделировать процессы, происходящие в ценозах, в том числе и взаимоотношения растений (Crawley, May, 1987; Keddy, Shipley, 1989; Damgaard, 1998). Представленные модели базируются, как правило, на различных упрощениях, которые лишают их (модели) всяческого биологического смысла, игнорируют многообразие форм взаимодействия растений (Работнов, 1996; Ипатов, Кирикова, 2000), вырывают взаимодействующие растения из среды, через которую собственно и происходит контакт.

Хотя имеется большое количество публикаций о взаимоотношениях растений на лугах и залежах (а вырубки приближаются к ним по количеству видов), о взаимоотношениях растений на вырубках имеется немного сведений (Корелина, 1959; Стальская, 1959; Перевозникова, 1998). В большинстве случаев обсуждается влияние травянистых и древесных видов на культуры или естественное возобновление ценных древесных пород (Голомедова, 1964; Уайльд, 1969; Смоляницкая, 1978; Крышень и др., 2001).

При исследовании взаимоотношений растений часто применяют экспериментальные методы (Landhausser, Lieffers, 1994; Miller, 1994; Павлов и др., 1998; Работнов, 1998; Damgaard, 1998). В то же время любой эксперимент проходит либо в искусственно созданной среде, либо в сильно измененной естественной. Поэтому интерпретация результатов экспериментов по изучению взаимоотношения растений часто затруднена и неоднозначна. Другой вариант — наблюдение за изменением растительных сообществ в пространстве и во времени (Титов, Шереметьев, 1984; Maarel et al., 1995; Маслов, 1996). Пространственное группирование растений может указывать на положительные или отрицательные связи видов, здесь важная роль отводится статистическим методам, поэтому предполагается большое число описаний. Возможны также случаи, когда интерпретация результатов затруднена — положительная сопряженность, как правило, является следствием одинаковой реакции видов на факторы среды и группирования растений в благоприятных для роста местах (Крышень, 1994). Еще один способ — наблюдение растительного сообщества в динамике, что позволяет определить исход конкурентной борьбы по взаимному изменению обилия видов; применение этого метода ограничивается временны́ми рамками. В этом случае могут быть полезными сведения по вторичным сообществам, особенно на начальных этапах восстановления растительности, когда изменения происходят достаточно быстро. Все методы дополняют друг друга и идеальным вариантом могло бы быть одновременное их применение, но, к сожалению, это редко бывает возможно в естественных условиях.

## Материал и методика

Для изучения взаимоотношений растений на 3 вырубках в условиях ельников черничных в Южной Карелии: вейниково-полевицево-разнотравной, вейниково-луговиковой и вейниково-разнотравной, на постоянных пробных площадях (ППП) размером 1000—2000 м$^2$, на 220 площадках в первые 5 лет после рубки проводились ежегодные описания растительности (видовой состав, проективное покрытие и высота). Площадки привязывались к саженцам ели и представляли собой круг с радиусом 0.5 м от саженца. Одновременно с описанием напочвенного покрова производилось измерение показателей ели: высоты, прироста в высоту, диаметра, ширины кроны. При проведении учетов предполагалось возможно меньшее повреждение напочвенного покрова. Полученные за несколько лет данные на большом количестве площадок позволили сопоставить показатели роста ели с обилием произрастающих в непосредственной близости наиболее распространенных видов растений (Крышень и др., 2001), а также рассмотреть сопряженное изменение обилия доминантов напочвенного покрова в зоне влияния ели. Ценность полученного материала — долговременность наблюдений, позволяющих рассматривать взаимоотношения растений в динамике. Мы исходили из того, что результатом конкурентной борьбы является угнетение или вытеснение одного из конкурирующих видов. Нами использовались изменения обилия доминирующих видов и групп видов с 3-го по 5-й год. Очевидно, что в первые годы идет интенсивное распространение видов на освободившееся место, которого еще достаточно. В этот момент трудно уловить взаимоотношения видов, так как обилие многих доминирующих видов увеличивается. К 3-му году на большинстве ППП проективное покрытие достигло максимума (близко к 100 %). В этом случае дальнейшая экспансия могла происходить только в случае вытеснения другого вида или группы видов (Работнов, 1973). В первую очередь нас интересовали взаимоотношения травянистых многолетников: вейника лесного (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), луговика извилистого (*Avenella flexuosa* (L.) Drej.), полевицы тонкой (*Agrostis tenuis* Sibth.) и иван-чая (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), которые произрастали в окружении других травянистых и древесных видов с незначительным проективным покрытием. Мы посчитали возможным объединить все остальные травянистые виды в одну группу, обозначив ее как «другие» виды, а древесные растения — в группу «древесные». Эти группы видов принимались во внимание только при интерпретации результатов взаимодействия указанных выше доминантов растительного покрова.

При исследовании межвидовой сопряженности использовалась 9-польная таблица, т. е. изменение покрытия каждого вида было разбито на 3 класса: 1) проективное покрытие уменьшилось, 2) покрытие вида не изменилось и 3) проективное покрытие увеличилось. Достоверность взаимодействия видов определялась с помощью $\chi^2$ (Василевич, 1969). Уровень значимости $\chi^2$ определялся по А. К. Митропольскому (1969). Далее в исследуемых парах видов (групп видов) рассматривались следующие ситуации: 1) первый вид увеличивает проективное покрытие (учитывались изменения проективного покрытия не менее 10 %, меньшее изменение может являться глазомерной ошибкой), а второй снижает, т. е. один из видов может являться фактором, снижающим обилие другого вида; 2) покрытие обоих видов возросло, что свидетельствует об их высокой активности в данных условиях; 3) покрытие снизилось — что может свидетельствовать об одинаковой отрицательной реакции видов на фактор (или факторы), в том числе влияние других видов или групп видов; 4) «независимое варьирование» — когда обилие одного или обоих видов не изменялось (в том числе, если один из видов отсутствовал).

По отношению к конкретному виду обилие всех других можно рассматривать как фактор окружающей среды, поэтому для изучения взаимоотношений растений возможно применение дисперсионного анализа, результаты которого сопоставлялись с данными по сопряженному изменению проективного покрытия. По мнению R. R. Sokal и F. J. Rohlf (1981), использование F-критерия дает ошибку только в случае очень асимметричного распределения, в то же время для контроля проведен анализ с использованием критерия Kruskal-Wallis (Sokal, Rohlf, 1981).

Для интерпретации результатов исследований по взаимоотношениям растений привлекались данные факторного анализа распределения 20 постоянных пробных площадей (ППП).

## Результаты и обсуждение

Перед обсуждением результатов исследований взаимоотношений доминантов растительного покрова вейниковых вырубок приводим характеристики видов, которые основаны как на литературных данных, так и на собственных наблюдениях автора. Информация по биологии и экологии изучаемых видов имеется в публикациях В. П. Белькова (1956, 1957), И. С. Мелехова с соавторами (1956), М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982), Л. П. Рысина и Г. П. Рысиной (1987).

Вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea* Roth.) — рыхлокустовой злак высотой 180 см и более. В подзоне средней тайги обычен и обилен. Многолетнее растение с широкими экологической и фитоценотической амплитудами. Произрастает как на открытых участках, так и под пологом леса, где, как правило, находится в угнетенном состоянии, размножается семенами только в окнах. После рубки начинает интенсивно куститься, массово цветет и плодоносит. В одной метелке вейника содержится до 450 семян. Распространяется на вырубке в основном за счет семенного размножения (Патранин, 1959), хотя семена не отличаются летучестью. Для повышения всхожести семена должны пройти период зимнего покоя. В дальнейшем, разрастаясь, отдельные дерновинки смыкаются, образуя сплошное задернение. Основная масса корней располагается в верхних 10—15 см. Вейник лесной вызывает уплотнение и иссушение верхних слоев почвы (Набатов, 1964).

Вейник лесной со 2-го года имел обилие 5 баллов[1] (вид встречен практически на всех ППП и в абсолютном большинстве случаев его покрытие превышало 30 %) на протяжении всех лет обследования. Kruskal-Wallis метод показал отсутствие различий в проективном покрытии вейника в различные годы, хотя необходимо отметить, что пик приходится на 2-й год зарастания вырубки. Здесь, на первый взгляд, наблюдается противоречие с результатами факторного анализа, который показал снижение роли вейника с возрастом вырубки. На фоне стабильно высокого обилия вейника наблюдалось повышение обилия иван-чая и луговика извилистого, что, по-видимому, и отразилось на результатах факторного анализа. Максимальное обилие на 2-летних вырубках, возможно, связано с тем, что всходам и молодым растениям вейника для нормального развития и семенного размножения необходимо свободное пространство (Уланова, 1995), которого как раз достаточно в первые годы после рубки. Обсуждая ценотипы растений, Л. Г. Раменский (1971) отмечает необходимость долгосрочных наблюдений за поведением вида в сообществе на разных стадиях сукцессии. Вейник лесной может быть представлен как эксплерент (Ulanova, 2000), если рассматривать весь временной отрезок от рубки до восстановления спелого ельника черничного. Он

---

[1] Шкала обилия: 1 — вид встретился единично на 1—3 ППП; 2 — встречен на нескольких пробных площадях, но его покрытие не превышало 5 %; 3 — встречен на большинстве ППП с незначительным покрытием (до 5 %) или на 1—3 ППП с покрытием 10—15 %; 4 — распространен на большинстве ППП и имел покрытие 10—25 % и более хотя бы на нескольких из них; 5 — встречен практически на всех ППП и в абсолютном большинстве случаев его покрытие превышало 30 %.

## ТАБЛИЦА 1

Сопряженное изменение проективного покрытия вейника лесного, других доминантов растительного покрова и групп видов

| Виды | Варианты сопряженного изменения проективного покрытия | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | УЗ |
| **Вейниково-луговиковая вырубка** | | | | | | |
| Иван-чай | 0 | 6 | 1 | 51 | 11 | 0.9 |
| Луговик извилистый | 5 | 2 | 9 | 46 | 7 | 0.25 |
| Другие виды | 0 | 9 | 4 | 64 | 10 | 0.1 |
| Древесные | 2 | 5 | 0 | 54 | 8 | 0.03 |
| **Вейниково-разнотравная вырубка** | | | | | | |
| Иван-чай | 0 | 1 | 0 | 7 | 18 | * |
| Полевица тонкая | 0 | 0 | 1 | 21 | 4 | 0.9 |
| Другие виды | 0 | 0 | 3 | 51 | 8 | 0.9 |
| **Вейниково-полевицево-разнотравная вырубка** | | | | | | |
| Иван-чай | 0 | 3 | 4 | 70 | 34 | 0.03 |
| Полевица тонкая | 4 | 3 | 15 | 81 | 8 | 0.9 |
| Луговик извилистый | 3 | 0 | 6 | 100 | 2 | 0.5 |
| Другие виды | 6 | 6 | 18 | 56 | 25 | 0.9 |
| Древесные | 0 | 2 | 1 | 92 | 16 | 0.9 |

Примечание. Здесь и в табл. 2—4. В группу «древесные» объединены все деревья и кустарники; в группу «другие виды» объединены все травянистые растения, за исключением вейника лесного, полевицы тонкой, иван-чая, луговика извилистого; * — отсутствие случаев снижения обилия иван-чая (нулевые значения в полях таблицы) не позволило рассчитать $\chi^2$. I — вейник увеличивает покрытие — другой вид снижает; II — оба вида увеличивают покрытие; III — оба вида снижают; IV — один из видов или оба вида не изменили покрытие или один из видов отсутствовал; V — вейник снизил покрытие, другой вид увеличил; УЗ — уровень значимости $\chi^2$.

быстро разрастается, используя семенное размножение в первые 1—2 года после рубки, а затем постепенно освобождает пространство под натиском древесных пород. Его же можно представить виолентом, если иметь в виду период собственно вырубки — до смыкания крон древесных пород. В то же время вейник — типичнейший патиент лесных сообществ, он существует в виде слаборазвитых дерновинок под пологом леса, ожидая своего часа.

Анализ взаимоотношений вейника лесного с другими доминантами растительного покрова (табл. 1) показал независимое варьирование его обилия от обилия полевицы тонкой и луговика извилистого. Можно говорить также о некоторой тенденции вытеснения вейника иван-чаем и древесными породами. Это согласуется с данными факторного анализа, но не подтверждается дисперсионным анализом (критерии Фишера и Kruskal-Wallis), за исключением вейниково-луговиковой вырубки, где влияние древесных подтверждено критерием Фишера (P = 0.04). Обилие вейника снижалось на всех площадках, где наблюдалось увеличение покрытия древесных пород.

Полевица тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth.) — рыхлокустовой злак высотой 80 см и более. Образует небольшие дерновинки, продолжительность жизни которых достигает 15—17 лет. В Карелии обычна и обильна, заселяет незаболоченные луга, кустарники, опушки травянистых лесов. На вырубках обильно плодоносит (в одной метелке созревает до 400 семян), но семена не отличаются хорошей всхожестью. Для повышения всхожести семена должны пройти период зимнего покоя. Глубина залегания корневой системы зависит от условий среды, в частности от влажности почвы.

Полевица тонкая доминировала на нескольких ППП, расположенных на 2 вырубках. Быстрое заселение этих вырубок полевицей произошло благодаря ее наличию в непосредственной близости к опытным участкам. Она произрастала по опушке леса.

## ТАБЛИЦА 2

Сопряженное изменение проективного покрытия полевицы тонкой, других доминантов растительного покрова и групп видов

| Виды | Варианты сопряженного изменения проективного покрытия | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | УЗ |
| **Вейниково-полевицево-разнотравная вырубка** | | | | | | |
| Иван-чай | 0 | 8 | 1 | 83 | 19 | 0.9 |
| Вейник лесной | 8 | 3 | 15 | 81 | 4 | 0.9 |
| Луговик извилистый | 4 | 0 | 1 | 104 | 2 | 0.05 |
| Другие виды | 2 | 11 | 22 | 70 | 6 | 0.00 |
| Древесные | 0 | 6 | 1 | 98 | 6 | 0.9 |

Kruskal-Wallis тест не показал достоверных отличий средних значений проективного покрытия полевицы по годам ни в случае учета всех описаний, ни в случае использования для анализа описаний с ненулевыми значениями проективного покрытия полевицы. В то же время факторный анализ продемонстрировал наибольшую активность полевицы к 5-му году, что соответствует естественному ходу зарастания вырубки. К 5-му году, несмотря на все еще высокое проективное покрытие, уже заметно снизилась генеративная продуктивность полевицы. Если говорить о жизненной стратегии полевицы тонкой, то, как и у вейника, она зависит от конкретных условий среды. В то же время полевица не может существовать под пологом древесных пород, зато доминирует на прилежащих к исследуемым вырубкам лугах, опушках, обочинах дорог.

Полевица полностью отсутствовала на вейниково-луговиковой вырубке и была слабо представлена на вейниково-разнотравной. В отличие от вейника и луговика, которые произрастали в лесных сообществах до рубки, полевица тяготеет к рудеральным сообществам и опушкам. Доминирование ее на одной из исследованных вырубок, скорее, исключение, т. е. ее правильнее было бы отнести к «другим» видам, на что указывают результаты анализа (табл. 2). Высокое значение $\chi^2$ для пары полевица тонкая—луговик извилистый объясняется большим количеством вариантов независимого изменения покрытия двух видов. Связано это, по-видимому, с их экологическими свойствами. Оба они обладают широкими экологическими амплитудами, но луговик более приспособлен к произрастанию в условиях бедных почв, поэтому на исследуемой вырубке он успешно занимает участки с нарушенным верхним слоем почвы, где полевица не произрастала, т. е. при высокой встречаемости обоих видов на вырубке число их встреч на одной площадке невелико.

Луговик извилистый (*Avenella flexuosa* (L.) Drej.) — лугово-лесной дерновинный многолетний злак. В Карелии произрастает повсеместно по незаболоченным лугам и лесам, пустошам, гарям и вырубкам. Под пологом леса находится, как правило, в стерильном состоянии в виде пучков укороченных листьев, связанных между собой корневищами, достигающими 25 см (Корконосова, 1959). После рубки идет интенсивное разрастание луговика в основном за счет вегетативного размножения. Интенсивное плодоношение луговика наблюдается позже — к 3—4-му году после вырубки (в это время он достигает высоты более 1 м). Глубина залегания корней зависит от условий произрастания и может достигать 65 см. В результате жизнедеятельности луговика происходят уплотнение и некоторое снижение кислотности почвы (Орфанитский и др., 1959).

Луговик извилистый, как и полевица, доминировал на нескольких ППП, присутствуя на большинстве вырубок. Сравнение средних значений проективного покрытия луговика в разные годы показало, что не имеется достоверного отличия на 95 %-ном уровне значимости в любой из пар значений. В то же время факторный анализ продемонстрировал усиление роли луговика к 9-му году наблюдений.

## ТАБЛИЦА 3

Сопряженное изменение проективного покрытия луговика извилистого, других доминантов растительного покрова и групп видов

| Виды | Варианты сопряженного изменения проективного покрытия | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | УЗ |
| Вейниково-луговиковая вырубка | | | | | | |
| Иван-чай | 2 | 8 | 1 | 48 | 10 | 0.9 |
| Вейник лесной | 7 | 2 | 9 | 46 | 5 | 0.25 |
| Другие виды | 2 | 7 | 0 | 48 | 12 | 0.03 |
| Древесные | 0 | 13 | 1 | 43 | 12 | 0.9 |
| Вейниково-полевицево-разнотравная вырубка | | | | | | |
| Иван-чай | 0 | 2 | 1 | 106 | 2 | 0.1 |
| Полевица тонкая | 2 | 0 | 1 | 104 | 4 | 0.05 |
| Вейник лесной | 2 | 0 | 6 | 100 | 3 | 0.5 |
| Другие виды | 0 | 0 | 4 | 99 | 8 | 0.05 |

На исследованных вырубках луговик, в отличие от полевицы тонкой, был наиболее обилен в местах с нарушенным почвенным покровом и на вейниково-луговиковой вырубке, отличавшейся наименьшим почвенным плодородием. На этих участках проективное покрытие его не менялось с первых лет, что и привело к абсолютному преобладанию случаев независимого варьирования обилий луговика и других исследованных видов и групп видов (табл. 3). В то же время можно говорить о подавлении луговика древесными видами, которое влечет за собой увеличение обилия лесных трав.

Иван-чай (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) — многолетнее корнеотпрысковое растение. В Карелии встречается повсеместно по вырубкам, гарям, залежам, вдоль дорог. На вырубки распространяется в основном за счет семенного размножения. Одно растение может дать до 20 тыс. летучих семян, не требовательных к температурному режиму. Семена хорошо прорастают, особенно в обогащенных зольным питанием местах, чем объясняется преобладание его на гарях. Помимо высокой семенной продуктивности иван-чай обладает великолепной способностью к вегетативному размножению. Его многоярусная корневая система с многочисленными почками способствует быстрому заселению вырубок (Ulanova, 2000). Иван-чай светолюбив, неприхотлив к почвенным условиям, в отличие от злаков улучшает структуру почвы, делая ее более рыхлой (Набатов, 1964). Верхние почвенные горизонты на кипрейных вырубках отличаются высокой микробиологической активностью (Творогова, 1959). Это растение смягчает крайне низкие и высокие температуры, способствуя сохранению саженцев во время летних заморозков (Корелина, 1959).

Иван-чай в 1-й год имел обилие 3 балла, во 2-й — 4, а к 8-му году обилие его увеличилось до 5 баллов. Дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis тест) показал наличие достоверной зависимости проективного покрытия от возраста вырубки на 5 %-ном уровне значимости. Иван-чай очень ярко демонстрирует 2 типа жизненной стратегии: эксплерентность и виолентность. И даже существуя под пологом древесных пород, он как эксплерент «кочует» с одного участка с нарушенным почвенным покровом к другому, а вот «выдержки» ему явно не хватает.

Полученные данные (табл. 4) свидетельствуют о том, что иван-чай обладает более высокой конкурентоспособностью, чем доминирующие злаки, подходящие под определение «идеального» конкурента (Prach, Pysek, 1999). Это противоречит некоторым литературным данным (Перевозникова, 1998). В смешанных вторичных лесах (в отличие от коренных ельников) обилие злаков достаточно высоко, поэтому они быстро разрастаются и занимают бóльшую часть свободного пространства. Внедрившись в сообщество, иван-чай постепенно увеличивает обилие, одновременно в ценопопуляциях

ТАБЛИЦА 4

Сопряженное изменение проективного покрытия иван-чая, других доминантов растительного покрова и групп видов

| Виды | Варианты сопряженного изменения проективного покрытия | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | УЗ |
| Вейниково-луговиковая вырубка | | | | | | |
| Вейник лесной | 11 | 6 | 1 | 51 | 0 | 0.9 |
| Луговик извилистый | 10 | 8 | 1 | 48 | 2 | 0.9 |
| Другие виды | 3 | 15 | 1 | 48 | 2 | 0.3 |
| Древесные | 1 | 10 | 0 | 55 | 3 | 0.5 |
| Вейниково-разнотравная вырубка | | | | | | |
| Вейник лесной | 18 | 1 | 0 | 7 | 0 | — |
| Полевица тонкая | 2 | 4 | 0 | 20 | 0 | — |
| Другие виды | 3 | 9 | 0 | 14 | 0 | — |
| Вейниково-полевицево-разнотравная вырубка | | | | | | |
| Вейник лесной | 34 | 3 | 4 | 70 | 0 | 0.03 |
| Полевица тонкая | 19 | 8 | 1 | 83 | 0 | 0.9 |
| Луговик извилистый | 2 | 2 | 1 | 106 | 0 | 0.1 |
| Другие виды | 25 | 17 | 1 | 64 | 4 | 0.1 |
| Древесные | 2 | 12 | 0 | 49 | 3 | 0.5 |

злаков происходит возрастная дифференциация и на отдельных участках может наблюдаться снижение проективного покрытия. Подтверждается это и ежегодными описаниями 50 м$^2$ ППП. На одной из них, заложенной на месте сжигания порубочных остатков, иван-чай имел большое проективное покрытие (50 %) уже с 1-го года после рубки, которое возрастало в течение 3 лет и достигло 70 %. Далее наблюдался спад: иван-чай частично замещался вейником лесным, полевицей тонкой, разнотравьем и древесными породами. Принимая более высокую конкурентоспособность иван-чая по сравнению с изученными злаками, мы не можем объяснить эту ситуацию. Тем более что на соседней ППП ситуация была обратной: разросшиеся с первых лет злаки «вытеснялись» иван-чаем. S. M. Landhausser и V. J. Lieffers (1994) экспериментально показали зависимость исхода конкурентной борьбы иван-чая с вейником канадским от конкретных условий среды (богатство и температура почвы).

Анализируя результаты исследований по всем 4 видам, можно отметить, что древесные растения уже на 3—5-й годы оказывают определенное влияние на структуру растительного сообщества, снижая обилие злаков и способствуя сохранению разнообразия сообщества — создавая видам разнотравья «укрытия» от злаков, впрочем, как и иван-чай. В целом «идеальные конкуренты» — злаки не продемонстрировали ожидаемой высокой конкурентоспособности. Наиболее выраженные взаимодействия изученных видов и групп видов получены на вейниково-полевицево-разнотравной вырубке, отличавшейся разнообразием условий, что явилось причиной присутствия всех 4 видов в достаточном количестве и косвенно указывает на ведущее значение факторов среды в изменении обилия доминантов растительного покрова.

Исследование жизненных стратегий (ценотипов по Л. Г. Раменскому) каждого изученного нами вида показало, что четких стратегий нет. Как только мы раздвигаем временные рамки, рассматривая несколько стадий сукцессии, пространственно выходим за пределы фитоценоза, принимаем покоящиеся семена за способ переживания неблагоприятной (в том числе фитоценотической) обстановки, практически у каждого вида обнаруживаются все 3 стратегии. Для луговых сообществ сочетание типов стратегии продемонстрировал К. А. Куркин (2002). Как оценить виолентность? 3 года удержания территории или 300 лет: это принципиально? А один сезон? Если рассматривать сукцессию от момента рубки древостоя до восстановления коренного сообщества, то можно найти несколько стадий сукцессии, продолжительностью от 1—2 лет до нескольких сотен (продолжительность стадии сукцессии соразмерна продолжительности жизни эдификатора). Собственно стратегия у всех растений одна — захватить пригодное для его существования пространство и удерживать как можно дольше, а вот способов реализации этой стратегии множество даже у одного вида. Таким образом, получается противоречивая ситуация: фитоценотипы Раменского-Грайма не могут служить общей характеристикой вида, а указывают на его поведение в конкретном фитоценозе в определенный период времени, но при этом могут быть определены только в динамике. Развитие теории (Работнов, 1975; Заугольнова и др., 1988; Миркин и др., 1999; Куркин, 2002) не смогло разорвать «замкнутый круг». Вслед за В. И. Василевичем (1996) хочется поставить вопрос о целесообразности деления видов на виоленты, патиенты, эксплеренты или C-, S- и R-стратеги, поскольку присвоение виду определенных свойств (определенной жизненной стратегии) бывает не совсем корректным даже в пределах одного растительного сообщества.

## Заключение

Метод изучения взаимоотношения растений по сопряженному изменению обилия видов во времени может применяться к видам, имеющим в фитоценозе высокое обилие.

Отсутствие постоянного характера взаимоотношений между доминантами растительного сообщества вырубки показывает, что взаимодействия двух растений (или популяций) это всего лишь звено в цепи множества событий, в той или иной степени определяющих их состояние; и какие формы принимают взаимодействия ценоэлементов, зависит от всего комплекса факторов. Непостоянство взаимоотношений видов указывает на то, что изменение обилия доминантов — следствие сложных процессов, происходящих в сообществе; и не может быть сведено только к конкуренции.

В то же время влияние доминантов растительного покрова на состав и обилие других видов значительно. Злаки вытесняют другие виды, а иван-чай и подрост древесных пород, наоборот, создают условия (своеобразные укрытия от влияния злаков) для существования разнотравья и кустарничков, сохраняя, таким образом, разнообразие сообщества.

## Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-48467).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бельков В. П.* Развитие живого покрова на вырубках в ельниках-кисличниках. Л., 1956. 11 с.

*Бельков В. П.* Особенности главнейших видов травяного покрова вырубок в кисличниках и черничниках. Л., 1957. 35 с.

*Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

*Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 247 с.

*Василевич В. И.* Типы стратегий растений и конкурентоспособность // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тез. докл. V науч. конф. памяти А. А. Уранова. Кострома, 1996. Ч. 1. С. 12—13.

*Голомедова Т. И.* Влияние выделения корней и зерновок извилистого луговика на всходы и прорастание семян березы и ели // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1964. № 3. С. 119—126.

*Гродницкая И. Д.* Роль эпифитной микрофлоры в патогенезе сеянцев хвойных пород: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1996. 16 с.

*Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комарова А. С., Смирнова О. В.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

*Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

*Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 92—100.

*Карпачевский Л. О., Носова Л. М., Лозинов Г. Л.* Влияние сосны на суглинистую дерново-подзолистую почву // Динамика естественных и искусственных лесных биогеоценозов Подмосковья. М., 1987. С. 34—51.

*Карпов В. Г.* Взаимные отношения между растениями как фактор динамики лесного биогеоценоза // Лесоведение. 1967. № 6. С. 23—35.

*Корелина А. А.* Кипрейно-паловые вырубки в Квандозерском лесничестве // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 130—142.

*Корконосова Л. И.* О вегетативном возобновлении луговика извилистого под пологом леса и его значении в формировании луговикового типа вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 101—109.

*Крышень А. М.* Изучение структуры растительного покрова лесного питомника. Ч. 1. Влияние агротехники, почвенных и погодных условий // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Биология. 1994. Вып. 2. С. 40—48.

*Крышень А. М., Кивиниеми С. Н.* Влияние сорных растений на приживаемость и рост сеянцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Применение отходов ЦБП в лесных питомниках. Петрозаводск, 1990. С. 67—73.

*Крышень А. М., Соколов А. И., Харитонов В. А.* Зависимость роста саженцев ели от травянистой растительности на вырубках // Лесоведение. 2001. № 2. С. 41—45.

*Куркин К. А.* Фитоценотипы и эколого-ценотические потенции луговых трав // Экология. 2002. № 1. С. 18—22.

*Лащинский Н. Н.* Структура и динамика сосновых лесов. Новосибирск, 1981. 272 с.

*Маслов А. А.* Количественный анализ процессов пространственной динамики популяций лесных растений // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: Тез. докл. на V науч. конф. памяти проф. А. А. Уранова. Ч. 2. Кострома, 1996. С. 14—15.

*Мелехов И. С., Корконосова Л. И., Чертовской В. Г.* Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. М., 1956. 180 с.

*Мина В. Н.* Влияние осадков, стекающих по стволам деревьев на почву // Почвоведение. 1967. № 10. С. 7—16.

*Миркин Б. М., Денисова А. В., Попова Т. В.* Закономерности узора распределения *Trifolium montana* L. в некоторых луговых и степных фитоценозах // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 93—98.

*Миркин Б. М., Усманов И. Ю., Наумова Л. Г.* Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 6. С. 581—595.

*Митропольский А. К.* Элементы математической статистики. Л., 1969. 275 с.

*Набатов Н. М.* Динамика живого напочвенного покрова и его влияние на рост культур сосны // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 5. С. 669—677.

*Орфанитский Ю. А., Орфанитская В. Г., Куницина И. В.* О почвенных условиях луговиковых вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 116—129.

*Павлов В. Н., Онипченко В. Г., Аксенова А. А., Волкова Е. В.* и др. Роль конкуренции в организации альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа: экспериментальный подход // Журн. общ. биол. 1998. Т. 95. № 5. С. 453—476.

*Патранин А. В.* К образованию вейниковых вырубок в Вологодской области // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 187—195.

*Пачоский И. К.* Основы фитосоциологии. Херсон, 1921. 346 с.

*Перевозникова В. Д.* Эколого-ценотические особенности кипрея узколистного (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub) на вырубках сосновых лесов // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск, 1998. Вып. 6. С. 77—82.

*Работнов Т. А.* Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 4. С. 67—76.

*Работнов Т. А.* Изучение ценотических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5—17.

*Работнов Т. А.* Влияние одних растений на другие при совместном произрастании в фитоценозах // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 3. С. 376—380.

*Работнов Т. А.* Экспериментальная фитоценология. М., 1998. 239 с.

*Раменская М. Л., Андреева В. Н.* Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 432 с.

*Раменский Л. Г.* Избранные работы. Л., 1971. 334 с.

*Рахтеенко И. Н., Якушев Б. И., Мартинович Б. С.* и др. Эколого-физиологические особенности взаимоотношений растений в растительных сообществах. Минск, 1968. 180 с.

*Рысин Л. П., Рысина Г. П.* Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М., 1987. 208 с.

*Смоляницкая Л. Б.* Биологическое обоснование режима ухода за лесными культурами в связи с технологией их производства и зарастанием травяной растительностью // Восстановление леса на Северо-Западе РСФСР. Л., 1978. С. 35—42.

*Стальская П. В.* О взаимоотношениях луговика извилистого с его спутниками на луговиковых вырубках разных лет // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 110—115.

*Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов леса. М.; Л., 1931. 328 с.

*Творогова А. С.* О микрофлоре верхних горизонтов почвы луговиковых и кипрейно-паловых вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве. Архангельск, 1959. С. 166—177.

*Титов Ю. В., Шереметьев С. Н.* Пространственное размещение растений в ценопопуляциях некоторых видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 6. С. 40—51.

*Уайльд С. А.* О влиянии сорной растительности на прирост лесных насаждений // Лесоведение. 1969. № 1. С. 43—52.

*Уланова Н. Г.* Вейник тростниковидный // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 11. С. 72—90.

*Breeman N. van, Finzi A. C., Canham C. D.* Canopy tree — soil interactions within temperate forest: effects of soil elemental composition and texture on species distribution // Can. J. Forest Res. 1997. Vol. 27. N 11. P. 1110—1116.

*Crawley M. J., May R. M.* Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials // J. Theor. Biol. 1987. Vol. 125. N 4. P. 475—489.

*Damgaard C.* Plant competition experiments: testing hypothesis and estimating the probability of coexistence // Ecology. 1998. Vol. 79. N 5. P. 1760—1767.

*Harper J. L.* Population biology of plants. London—New York—San Francisco, 1977. 892 p.

*Keddy P. A., Shipley B.* Competitive hierarchies in herbaceous plant communities // Oikos 1989. Vol. 54. N 2. P. 234—241.

*Landhausser S. M., Lieffers V. J.* Competition between *Calamagrostis canadensis* and *Epilobium angustifolium* under different soil temperature and nutrient regimes // Can. J. Forest Res. 1994. Vol. 24. P. 2244—2250.

*Maarel E., Noest V., Palmer M. W.* Variation in species richnes on small grassland quadrats: niche structure or small-scale plant mobility? // J. Veg. Sci. 1995. Vol. 6. P. 741—752.

*Messier C., Parent S., Bergeron Y.* Effects of overstory and understory vegetation on the understory environment in mixed boreal forest // J. Veg. Sci. 1998. Vol. 9. N 4. P. 511—520.

*Miller T. E.* Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community // Am. Natur. 1994. Vol. 143. P. 1075—1085.

*Prach K., Pysek P.* How do species dominating in succession differ from other? // J. Veg. Sci. 1999. Vol. 10. N 3. P. 383—392.

*Sokal R. R., Rohlf F. J.* Biometry. 2nd Edition. San. Francisco, 1981. 859 p.

*Tilman D.* Resource competition and community structure. Princeton, N. J., 1982. 296 p.

*Ulanova N. G.* Plant age stages during succession in woodland clearings in Central Russia // Proc. IAVS Symp. Uppsala, 2000. P. 80—83.

*Westover K. M., Kennedy A. C., Kelley S. E.* Patterns of rhizosphere microbial community structure associated with co-occurring plant species // J. Ecology. 1997. Vol. 85. N 6. P. 863—873.

## SUMMARY

Interactions between the dominants of the plant communities in small-reed clear-cuttings were studied in 220 study quadrats and 20 permanent sample plots. Interspecies associations were studied using a 9-field contingency table, i. e. three types of change in the percent cover were distinguished for each species: 1) the percent cover decreased, 2) the percent cover did not change and 3) the percent cover increased. Reliability of the species interactions was determined using $\chi^2$. The data obtained were supplemented by the results of factor and variance analyses. The investigations have demonstrated that interactions between the plant cover dominants are variable and depend on the specific settings. Rosebay willow-herb and woody species regeneration are quite strong competitors for grasses thus facilitating the survival of various herbs and preserving the species diversity in the community.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.972.(470.55/.57 + 470.40/.43)

© **М. С. Князев**

## ДВА НОВЫХ ВИДА *GALIUM* (*RUBIACEAE*) РОДСТВА *GALIUM GLAUCUM*

M. S. KNYAZEV. TWO NEW *GALIUM* (*RUBIACEAE*) SPECIES OF THE *GALIUM GLAUCUM* AFFINITY

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Поступила 18.04.2003

Описаны 2 новых для науки вида рода *Galium* (из секции *Asperuloides*): *Galium turgaicum* — полупустынный вид, встречающийся на севере Казахстана, и *G. hexanarum*, распространенный в степной зоне от Северного Кавказа до Урала и замещающий к востоку от Волги и к югу от Кубани преимущественно украинский *G. octonarium*. Показано, что *G. biebersteinii*, считавшийся широко распространенным на Кавказе, в действительности является эндемиком Крыма и сопредельных районов Таманского п-ова.

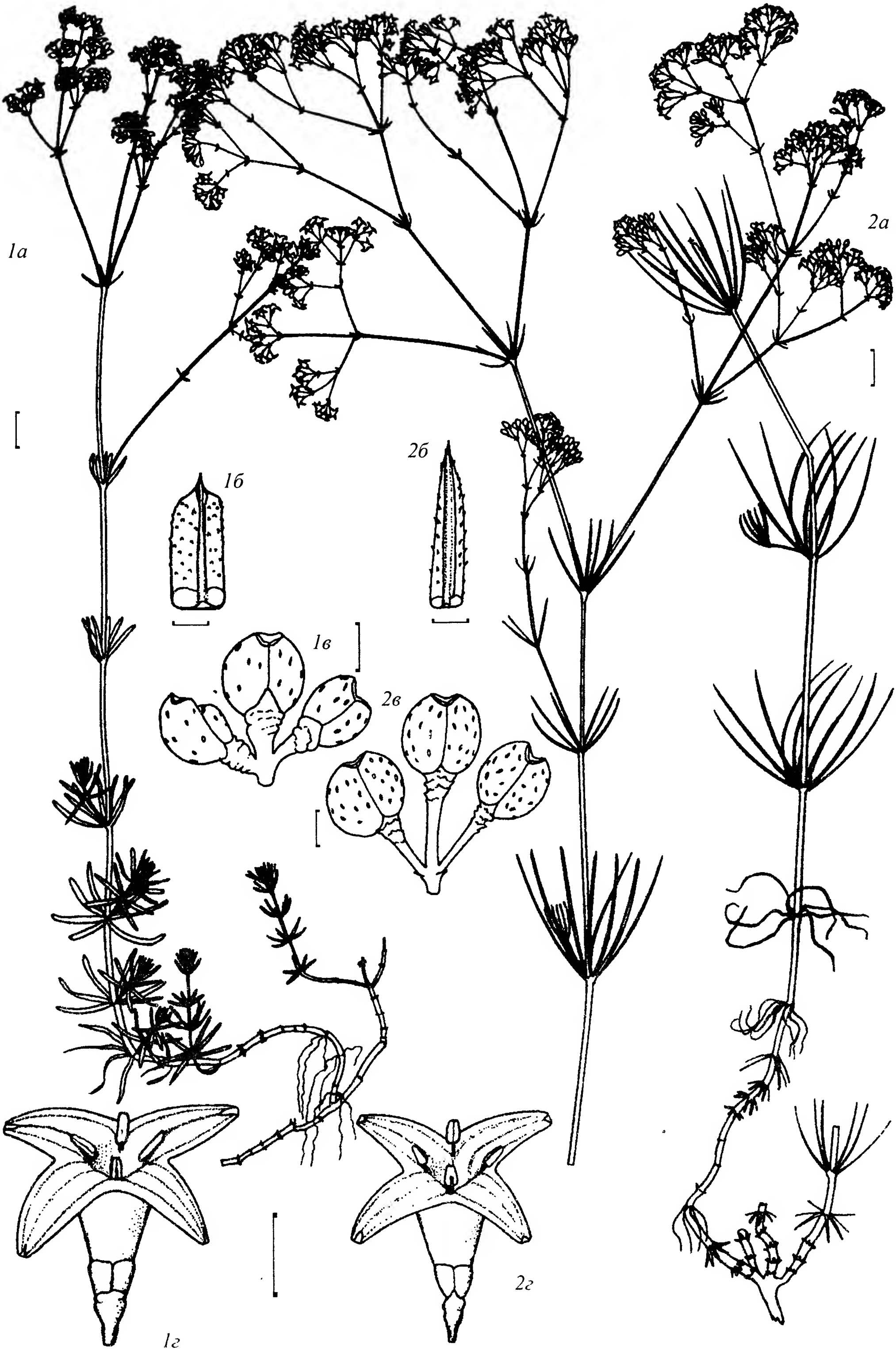
Ключевые слова: *Rubiaceae*, *Galium*, новые виды, Южный Урал, Кавказ, Казахстан.

Своеобразие степных подмаренников родства *Galium glaucum* s. l. из Восточной Европы было ясно показано М. В. Клоковым (1957), который подтвердил подмеченную еще F. Bieberstein (1808) оригинальность крымских растений и описал по материалу из Ростовской обл. *G. octonarium* (Klok.) Soó (*Asperula octonaria* Klok.). В протологе *G. octonarium* М. В. Клоковым четко обозначены отличия этого вида как от западноевропейского *G. glaucum*, так и от крымско-кавказского *G. biebersteinii* Ehrend. (*A. galioides* Bieb). При этом *G. octonarium* им рассматривался как широко распространенный вид, свойственный настоящим степям от Украины до Средней Азии, тогда как *G. biebersteinii* (*A. galioides*) — как горный вид Крыма и Северного Кавказа, произрастающий исключительно на каменистом и щебнистом субстрате. Принятое Клоковым подразделение восточных растений *G. glaucum* s. l. на скальный крымско-кавказский и степной, преимущественно равнинный восточно-европейско-казахстанский, виды не претерпело существенных изменений в последующих флористических отечественных работах (Победимова, 1958, 1978). Однако при обработке материалов по степным подмаренникам, собранных главным образом в разных районах Южного Урала и Заволжья, имеющихся в гербарии Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН (SVER), мы столкнулись с невозможностью отождествления этих образцов ни с *G. octonarium*, ни с *G. biebersteinii*. Как показало сравнение этих растений с типом *G. octonarium* (Ростовская обл., Миллерово, близ хутора Первомайский, 7 VI 1939, М. И. Кулюшкин — LE!) (рис. 1, *2*) и другими образцами из степной зоны Украины и юга европейской части России (LE, MW, MHA), они хорошо отличаются по числу листьев в ложных мутовках, собранных по 6—7 (а не по 8—10, как у типичного *G. octonarium*), большей шириной и меньшей длиной листьев, более компактным соцветием и рядом других признаков. С другой стороны, заволжские и южноуральские растения, на наш взгляд, неотличимы от большей части образцов с

---

Рис. 1. *G. biebersteinii* (*1*), *G. octonarium* (*2*).

*1а*, *2а* — общий вид; *1б*, *2б* — верхушка листа средней мутовки; *1в*, *2в* — развивающиеся плоды; *1г*, *2г* — цветок. Масштабная линейка: *1а*, *2а* — 1 см; *1б—г*, *2б—г* — 1 мм.


1а
2а
1б
2б
1в
2в
1г
2г

Северного Кавказа, определенных как *G. biebersteinii* (*Asperula galioides*). Однако сравнение протолога *G. biebersteinii* (Ehrendorfer, 1975) с обликом кавказских и заволжских растений показывает их очевидное несоответствие. Прежде всего F. Ehrendorfer (1975: 174) отмечает как важный признак наличие у *G. biebersteinii* ползучих подземных побегов. У крымских растений этого вида действительно имеются тонкие подземные ползучие побеги, заканчивающиеся одиночным восходящим цветоносом. На Кавказе (LE, MW, MHA, MOSP) растения такого облика собирались только в северо-западных районах, прежде всего на Таманском п-ове, например «Kuban prov., у подножия горы Грамматухи, 30 V 1907, N. Busch» (LE) (рис. 1, *1*). Более восточные образцы с Северного Кавказа, так же как и растения к востоку от Волги, характеризуются отсутствием ползучих побегов, более или менее многочисленными цветоносами, отходящими от коротковетвистого каудекса. Кроме этого резко выраженного признака отмечается еще ряд мелких особенностей, позволяющих отличать, с одной стороны, крымские, а с другой — кавказско-заволжско-южноуральские степные подмаренники, даже при отсутствии подземных органов у гербарных образцов. Поэтому кавказско-заволжско-южноуральские растения *G. glaucum* s. l. есть основания выделить в качестве нового вида, описание которого приводится ниже.

**Galium hexanarium Knjasev sp. nov.** — *G. octonarium* (Klok.) Soó, 1963, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 9, 3—4: 427, p. p., excl. typo. — *Asperula octonaria* Klok. 1957, Бот. мат. (Ленинград) 18 : 229, p. p., excl. typo. — *G. biebersteinii* Ehrend., 1975, Pl. Syst. Evol. 124 : 174, p. p., excl. typo, quoad (p. p. max.) pl. caucas. — *A. galioides* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 101, p. p., quoad pl. caucas., nom. illeg.; Клоков, 1957, цит. соч.: 228, p. p., quoad (p. p. max.) pl. caucas.

Planta herbacea, viride-glauscentis. Caules floriferi pauci vel sat numerosi (ad 15), 10—45 (60) cm alt., sat tenues 1—2 (2.5) mm diam., glaberrimi, nitiduli, basi plus minusve ascendentes et hic verticillis (spuriis) 1—5 squamarum 6-natim 1—2 mm lg., superne ad inflorescentiam verticillis foliorum 7—10 habeui et plerumque 1—3 ramulis sterilibus (rarius floriferis) axillaribus plus minusve evolutis ramificantes. Folia.caulina media 5—8 (frequentissime 6)-natim verticillata, 20—40 mm lg., 0.6—1.5 mm lt., apice mucronulata, margine plus minusve revoluta, perfecte glabra, foliola infima lineari-lanceolata, 4—15 (20) mm lg., 1.0—1.5 (2.0) mm lt. margine minus revoluta, interdum aculeolis paucis obtusiusculis vestita. Inflorescentia laxe corymbosa, pedicellis 0.5—2.5 mm lg.; corolla campanulata, 1.8—2.7 mm lg., 2—3.5 mm in diam., lobis ovatolanceolatis, 1—1.25 mm lg., 0.5 mm lt., apice paulo introflexis; styli 0.3—0.4 mm lg.; antherae oblongae, circa 0.3 mm lg. (duplo-triplo longiore, quam latae), filamentis duplo longiores. Fructus 1.5—2.8 mm lg. Fl 2/2 V—VII. Fig. 2, *1*.

Typus: Rossia, prov. Orenburg, distr. Saraktasch, regio ripae dextra adjacens fluminis Sakmara adversus stat. viae ferreae Kandurovka, massivum calcareum Nos-Gora, 2 VII 2000, M. Knjasev (holo — LE, iso — SVER).

Affinitas. A species *G. octonarium* (Klok.) Soó (fig. 1, *2*) colore totae plantae plus glauco, caulibus pro medio humilioribus (plerumque 25—35 cm alt., nunquam saepissime ultra 50 cm alt.), tenuioribus 1—2 (fructificacione ad 2.5) mm diam. (nec 2—3.5 mm diam.), basi plus minisve adscendentibus (nec erectis), ramulis axillaribus evolutis (nec abreviatis vel nullis); foliis ad medio latioribus et brevioribus margine minus revolutis, totius glabris vel infimis apice tuberculis paucis habeuis (nec subglabris, infimis apice acute aculeatis), 5—8 (frequentissime 6)-na (nec saepissime 8-na) verticillaribus differt. A species *G. biebersteinii* Ehrend. (⩽*Asperula galioides* Bieb.) (fig. 1, *1*) proxima sed defectu stolones repentes (apice unicaules) distat, contra caudexe ± multicaulis dignostitur, insuper foliis glabris (nec acute aculeatis), frequentius 6-na (nec 8-na) verticillaribus, inflorescentia laxe corymbosa nunquam plus minusve anguste paniculata recedit.

Area geografica. Caucasus borealis, montes Uralenses australes et promontoria occidentali-australia jugi uralensis ad Wolgae.

Травянистое сизовато-зеленое растение. Цветоносы в числе нескольких, иногда многочисленные (до 15), 10—45 (60) см выс., довольно тонкие, 1—2 (2.5) мм в диам.,

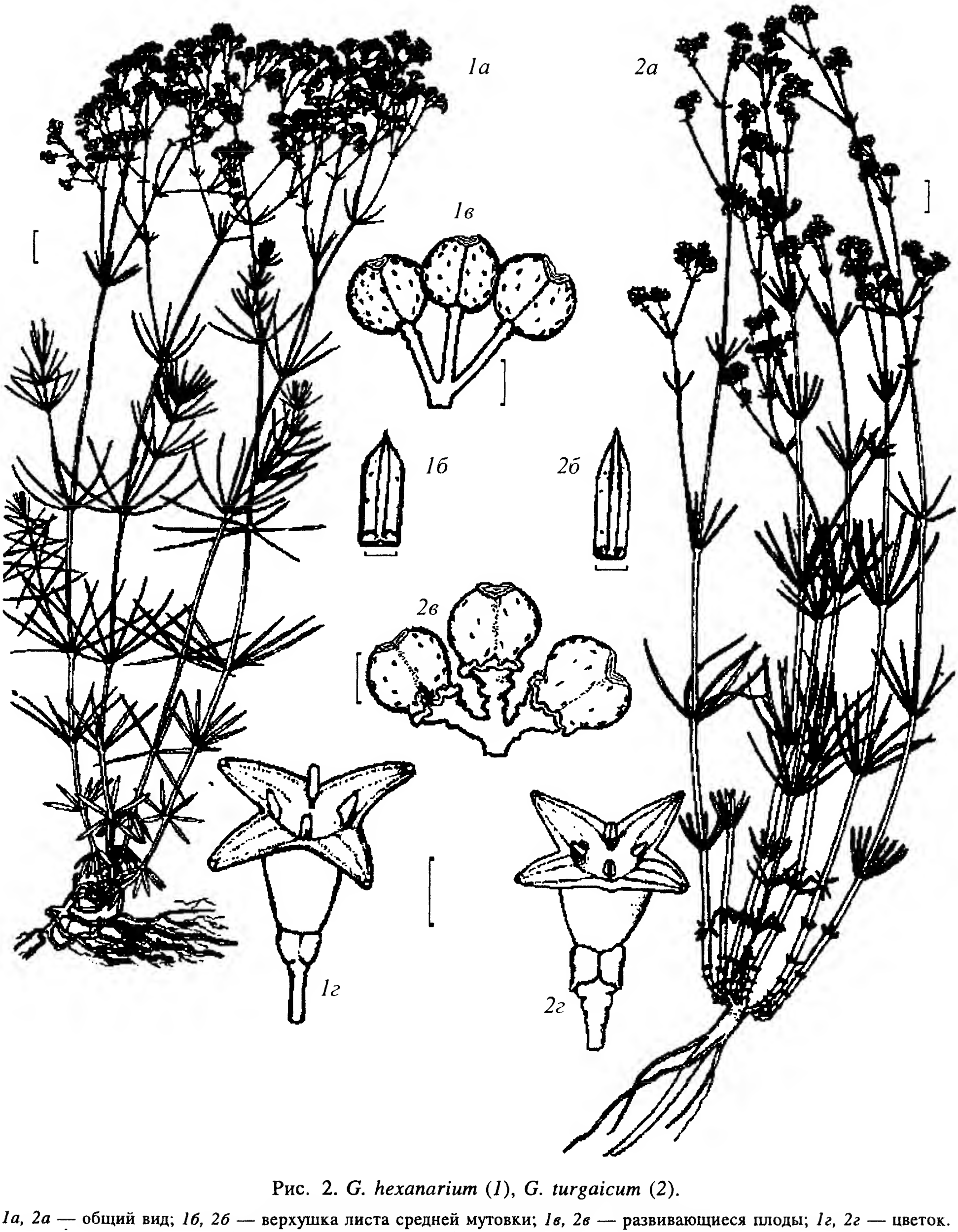


Рис. 2. *G. hexanarium* (*1*), *G. turgaicum* (*2*).

*1а, 2а* — общий вид; *1б, 2б* — верхушка листа средней мутовки; *1в, 2в* — развивающиеся плоды; *1г, 2г* — цветок. Масштабная линейка: *1а, 2а* — 1 см; *1б—г, 2б—г* — 1 мм.

голые, несколько блестящие, при основании более или менее восходящие и здесь с 1—5, 6-листными мутовками чешуевидных листьев, 1—2 мм дл., выше и до соцветия с 7—10 мутовками листьев, обычно с 1—3 более или менее развитыми пазушными веточками (стерильными, реже цветущими). Средние стеблевые листья в мутовках по 5—8 (чаще всего по 6), 20—40 мм дл., 0.6—1.5 мм шир., на верхушке с коротким заострением, по краю более или менее завернутые на нижнюю сторону, совершенно голые, нижние листья линейно-ланцетные, 4—15 (20) мм дл., 1—1.5 (2) мм шир., менее завернутые по краю, иногда на верхушке с немногими тупыми шипиками. Соцветие рыхло-щитковидное; цветоножки 0.5—2.5 мм дл.; венчик колокольчатый, 1.8—2.7 мм дл., 2—3.5 мм в диам., с яйцевидно-ланцетными долями 1—1.25 мм дл., 0.5 мм шир., на верхушке немного внутрь отогнутыми; столбики 0.3—0.4 мм дл.; пыльники продолговатые, около 0.3 мм дл. (с длиной, в 2—3 раза превышающей ширину), в 2 раза длиннее тычиночных нитей. Плоды 1.5—3.0 мм дл. Цв. 2/2V—VII. Рис. 2, *1*.

Тип: Россия, Оренбургская обл., Саракташский р-н, правобережье р. Сакмара против ж.-д. ст. Кандуровка, известняковый массив Нос-Гора, 2 VII 2000, М. С. Князев (holo. LE, iso. SVER).

Родство. От *G. octonarium* (Klok.) Soó (рис. 1, *2*) отличается более сизой общей окраской растения; стеблями более тонкими, 1—2 мм в диам., при плодах до 2.5 мм в диам. (а не 2—3.5 мм в диам.), более низкими (обычно 25—35 см, а не большей частью, свыше 50 см выс.), при основании более или менее восходящими (а не прямыми), с развитыми пазушными побегами (а не простыми или с немногими укороченными пазушными побегами); листьями в среднем более широкими и более короткими, по краю менее завернутыми на нижнюю сторону, совершенно голыми или (нижними) с немногими тупыми бугорками близ верхушки (у *G. octonarium* все или нижние листья ближе к верхушке с острыми шипиками), в мутовках по 5—8, наиболее часто по 6 (а не большей частью, по 8). От наиболее близкого *G. biebersteinii* Ehrend. (*Asperula galioides* Bieb.) (рис. 1, *1*) отличается отсутствием ползучих столонов, наличием более или менее ветвистого каудекса, а также вполне голыми (а не остро-шероховатыми), собранными в мутовки, большей частью по 6 (а не по 8), листьями и рыхло-щитковидным, а не узко-метельчатым соцветием.

Распространение. Северный Кавказ, Среднее Заволжье, Предуралье, Южный Урал (единичные местонахождения на Среднем Урале; к востоку достигает Южного Зауралья, но восточнее 61° в. д. неизвестен). Замещает *G. octonarium* s. str. к востоку от Волги и к югу от р. Кубань, а на Северном Кавказе замещает *G. biebersteinii* восточнее Таманского п-ова.

Вновь описанный вид — наиболее широко распространенный подмаренник из родства *Galium glaucum*. В пределах своего обширного ареала он довольно однороден как по морфологическим особенностям, так и по экологии. В Северном Казахстане, на щебнистых осыпях Мугоджарских гор, произрастает подмаренник несколько отличающегося облика, который описывается нами как новый вид.

### Galium turgaicum Knjasev sp. nov.

Planta herbacea, viride-glaucescens. Caules floriferi recti, simplici, 10—45 cm alt., glaberrimi, nitiduli, in numero 10—30, basi verticillis 1—5 squamarum 6-natim 1—2 mm lg., superne ad inflorescentae verticillis foliorum 7—10 habeui. Folia caulina media 5—8 (frequentissime 6)-natim verticillata 20—40 mm gl., 0.5—1.3 mm lt., apice mucronulata, margine plus minusve revoluta, perfecte glabra, folia infima lineari-lanceolata, 4—15 mm lg., 1.0—1.5 mm lt., margine minus revoluta, aculeolis paucis obtusiusculis vestita. Inflorescentia sat anguste paniculata, pedicellis 0.1—1.5 mm lg.; corolla campanulata 1.5—2.5 mm lg., 1.8—3.0 mm diam., lobis ovatis 0.8—1.0 mm lg., 0.5 mm lt., apice paulo introflexis, styli 0.3—0.4 mm lg., antherae ovatae, circa 0.2 mm lg. (sesqui longiores, quam latae) filamentis aequilongae; ovarium basi undulato-marginatum. Fructus 1.5—2.8 mm lg. Fl. V—VI. Fig. 2, *2*.

Typus: [Kasachstan], Prov. Akmoliensis, massivum montium Tschelkar, ad 500 m austro-orientem a statione viae ferreae Mugodzhary, arenae Boljschije Barsuki, declive lapidosum, 21 V 1927, M. D. Spiridonov (LE).

Affinitas. A speciebus *G. octonarium* (Klok.) Soó (рис. 1, *2*) et *G. hexanarium* Knjasev (fig. 2, *1*) inflorescentia anguste paniculata (nec plus minusve laxe corymbosa), pedicellis brevioribus, ovariis basi undulato-marginatis distat, insuper ab prima caulibus numerosissimis pro medio humilioribus, foliis ad medio latioribus et brevioribus margine minus revolutis, totius glabris vel (infimis) apice tuberculis paucis habeuis (nec subglabris, infimis apice aculeatis), 5—8 (frequentissime 6)-na (nec saepissime 8-na) verticillaribus, a secunda ramulis axillaribus nullis (nec evolutis), antheris brevioribus ovatis filamentis aequilongis (nec ovato-lanceolatis filamentis duplo longioribus) differt. A specie *G. bibersteinii* Ehrend. (рис. 1, *1*) defectu stolonum repentium distat, sed caudices robusta tuberosi dignostitur, insuper foliis glabris (nec acute aculeatis), frequentius 6-na (nec 8-na) verticillaribus, ovariis basi undulato-marginatis recedit.

Area geografica. Montes Mugodzharienses in Kazachstania. Сизовато-зеленое травянистое растение. Цветущие стебли многочисленные, в числе 10—30, прямые, простые, 10—45 см выс., голые, блестящие, при основании с чешуевидными листьями 1—2 мм дл., в 1—5 мутовках по 6, выше до соцветия с 7—10 мутовками листьев. Средние стеблевые листья в 5—8-, но чаще всего 6-листных мутовках, 20—40 мм дл., 0.5—1.3 мм шир., на верхушке острые, с краем более или менее подвернутым на нижнюю сторону, всегда голые, нижние листья линейно-ланцетные, 4—15 мм дл., 1—1.5 мм шир., по краю менее подвернутые, покрытые немногочисленными туповатыми шипиками. Соцветие довольно узко-метельчатое; цветоножки 0.1—1.5 мм дл.; венчик колокольчатый 1.5—2.5 мм дл., 1.8—3 мм в диам., с яйцевидными долями 0.8—1.0 мм дл., 0.5 мм шир., на верхушке немного загнутыми; столбики 0.3—0.4 мм дл.; пыльники яйцевидные, около 0.2 мм дл. (с длиной, в 1.5 раза превышающей ширину), равные тычиночным нитям; завязь при основании с волнистой окраиной. Плоды 1.5—2.8 мм шир. Цв. V—VI. Рис. 2, *2*.

Тип: [Казахстан], Акмолинская губерния, Челкарский массив, пески Большие Барсуки, 500 м к юго-востоку от ж.-д. Мугоджары, каменистый склон, на обломках песчаника, 21 V 1927, М. Д. Спиридонов (LE).

Родство. От *G. octonarium* (Klok.) Soó (рис. 1, *2*) и *G. hexanarium* Knjasev (рис. 2, *1*) отличается узко-метельчатым соцветием (а не более или менее рыхло щитковидно-метельчатым), более короткими цветоножками, завязью при основании с волнистой окраиной; кроме того, от первого вида отличается весьма многочисленными и в среднем более короткими цветоносными побегами, листьями несколько более широкими, с менее подвернутым краем, голыми или нижними, близ верхушки с немногими бугорками (а не вполне гладкими, нижними близ верхушки с острыми шипиками), в мутовках по 5—8 (чаще по 6) (а не большей частью, по 8), а от второго — отсутствием пазушных побегов, более короткими яйцевидными пыльниками, равными тычиночным нитям (а не ланцетно-яйцевидными, вдвое длиннее тычиночных нитей). От *G. biebersteinii* Ehrend. (рис. 1, *1*) отличается отсутствием ползучих столонов, характеризуясь наличием мощного шишковатого каудекса; кроме того, отличается голыми листьями (а не остро-шероховатыми), чаще в 6-листных (а не 8-листных) мутовках, завязями, при основании с волнистой окраиной.

Распространение. Эндемик Мугоджарского мелкосопочника (Казахстан).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Клоков М. В.* Степные виды ясменников // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та АН СССР. 1957. Т. 18. С. 225—230.

*Победимова Е. Г.* Ясменник — *Asperula* (секция *Galioides*) // Флора СССР. М.; Л., 1958. Т. 23. С. 265—276.

*Победимова Е. Г.* Подмаренник — *Galium* // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 100—115.

*Bieberstein F. A. M. von.* Flora taurico-caucasica, exhibens stirpes phaengames in Chersoneso taurica et regionibus caucasicus sponte crescents. Charkouiae, 1808. T. 1. 428 p.

*Ehrendorfer F.* Further taxonomic notes on *Rubiaceae* in Europe // Plant Syst. Evol. 1975. Vol. 124. P. 173—178.

## SUMMARY

Two new species of *Galium* (from the section *Asperuloides*) are described: *G. turgaicum*, a semi-desert species distributed in the Northern Kazakhstan, and *G. hexanarium* occurring in the steppe zone from the Northern Caucasus to the Urals and replacing the mainly Ukrainian species *G. octonarium* east of the Volga and south of the Kuban. *G. biebersteinii* is shown to be endemic to the Crimea and adjacent areas of Taman Peninsula.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(571.54)

© С. Э. Будаева, Т. М. Харпухаева

## НОВЫЕ НАХОДКИ ЛИШАЙНИКОВ В БУРЯТИИ

S. E. BUDAEVA, T. M. KHARPUKHAEVA. NEW RECORDS OF LICHENS IN BURYATIA

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Факс (3012) 433034
E-mail: ioeb@biol.bsc.buryatia.ru

Поступила 05.04.2002
Окончательный вариант получен 13.05.2003

Приводятся местонахождения 2 новых видов лишайников для Республики Бурятия: *Solorina saccata* и *S. octospora*, и 5 редких видов: *Anamylopsora pulcherrima*, *Boreoplaca ultrafrigida*, *Leptogium hildenbrandii*, *Nephromopsis komarovii*, *Solorina bispora*, которые были обнаружены во время полевых исследований 2001—2002 гг. на склонах хребтов Улан-Бургасы, Икатский, Баргузинский.

Ключевые слова: редкие, новые лишайники, восточное побережье оз. Байкал, Бурятия.

В 1995, 1999—2002 гг. авторами изучались лишайники в Курумканском, Баргузинском и Прибайкальском р-нах Республики Бурятия на склонах хребтов Икатский, Баргузинский и Улан-Бургасы. Были обнаружены новые местонахождения 5 редких видов и выявлены 2 новых вида лишайников на территории Республики Бурятия. К числу первых относятся *Anamylopsora pulcherrima* (Vain.) Timdal, *Boreoplaca ultrafrigida* Timdal, *Nephromopsis komarovii* (Elenkin) Wei, *Solorina bispora* (Ach.) Nyl., *Leptogium hildenbrandii* Nyl. К числу новых видов для территории Бурятии относятся *Solorina saccata* (L.) Ach., *S. octospora* Arnold. Названия таксонов даны в соответствии с работой R. Santesson (1993).

*Anamylopsora pulcherrima* (Vain.) Timdal — Баргузинский р-н, Икатский хр. (700 м над ур. м.), долина р. Ина; 22 VI 2002, С. Э. Будаева; Прибайкальский р-н, хр. Улан-Бургасы (выс. 1200 м над ур. м.), 22 VII 2002, С. Э. Будаева; Курумканский р-н, заповедник «Джергинский», Икатский хр. (выс. 870 м над ур. м.), долина р. Ковыли, на камнях, 10 VII 2001, Т. М. Харпухаева. Редкий вид.

Распространение. Россия: Алтай, Республика Тыва (Седельникова, 1990), Республика Бурятия: хр. Байкальский (Макрый, 1990), Хамар-Дабан (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999); вне России: Монголия (Голубкова, 1981).

*Boreoplaca ultrafrigida* Timdal — Прибайкальский р-н, хр. Улан-Бургасы, высота 1300 м над ур. м., кедровник кедровостланиковый лес, на валунах каменистой россыпи, 22 VII 2002, С. Э. Будаева.

Распространение. Россия: голец Сохор на хр. Хамар-Дабан (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999).

*Leptogium hildenbrandii* Nyl. — Баргузинский р-н, Баргузинский хр., подножие горы Гольмакта, окр. с. Ярикта, на замшелых валунах, 28 VIII 2002, Т. М. Харпухаева.

Распространение. Россия: Бурятия (хребты Хамар-Дабан, Верхнеангарский, Северо-Муйский, Южно-Муйский, Тункинская долина), горы Южной Сибири (Хамар-Дабан, хр. Кодар, Читинская обл.), юг Дальнего Востока; вне России: Западная и

Восточная Европа, Кавказ, Южная и Юго-Восточная Азия (Урбанавичене, Макрый, 2002), Северная и Южная Америка (Инашвили, 1975; Урбанавичене, Макрый, 2002).

*Nephromopsis komarovii* (Elenkin) Wei — Баргузинский р-н, Баргузинский хр., подножие горы Гольмакта, окр. с. Ярикта, тополево-ивовые насаждения, на замшелых валунах у ручья, 28 VIII 2002, Т. М. Харпухаева.

Распространение. Россия: Бурятия (Тункинские гольцы, хребты Хамар-Дабан, Баргузинский, Верхнеангарский) (Будаева, Макрый, 2002), Алтай, Сангилен, Саяны (Седельникова,1985, 1990, 2001), Байкальский хр. (Макрый, 1990), Приморье (Гурулева, Княжева, 1972); вне России: Монголия и Китай (Голубкова, 1981; Бязров, 1983).

*Solorina bispora* Nyl. — Курумканский р-н, заповедник «Джергинский», Икатский хр., водораздел между реками Верхняя Ципа, Левые Ковыли и Джирга (выс. 2000 м над ур. м.), кустарниково-лишайниковая горная тундра, осочковая горная тундра, ерниковые заросли, на почве и растительных остатках, 16 VII 2002, Т. М. Харпухаева.

Распространение. Россия: Арктика, Кавказ, Алтай, Западный и Восточный Саяны (Седельникова, 1990, 2001), Хамар-Дабан (Урбанавичене, Урбанавичюс, 1999); вне России: Азия, Гренландия (Фарерские о-ва) (Савич, 1975), горные районы Европы — Кавказ, Британские о-ва (Purvis et al., 1992), Скандинавия (Santesson, 1993), Исландия, Испания, Швейцария, Финляндия (Martinez, Burgaz, 1998), Северная Америка (Purvis et al., 1992).

*S. octospora* Arnold — Курумканский р-н, заповедник «Джергинский», Икатский хр., гора Моил (выс. 1800 м над ур. м.), кедровостланиково-зеленомошное сообщество, на почве, 11 VII 2002, Т. М. Харпухаева.

Распространение. Россия: Арктика, Кавказ (Савич, 1975), Алтай, Западный и Восточный Саяны (Седельникова, 1990, 2001), Якутия; вне России: Европа — горы Скандинавии (Santesson, 1993), Австрия, Испания, Швейцария, Финляндия (Martinez, Burgaz, 1998).

*S. saccata* (L.) Ach. — Курумканский р-н, заповедник «Джергинский», Южно-Муйский хр., долина р. Туракина, северный склон горы (выс. 1115.8 м над ур. м.), лиственничник лишайниковый, 4 VII 1998; окр. оз. Балан-Тамур, пойма р. Баргузин (выс. 1234 м над ур. м.), лиственничник голубичный, 11 VIII 2000; Икатский хр., долина р. Аматхан, останец (выс. 1100 м над ур. м.), 30 VII 2000; ерник разнотравно-зеленомошный (809 м над ур. м.), 2 VII 2000; лиственнично-елово-зеленомошный лес (выс. 766 м над ур. м.), на мхах и скалах с мелкоземом, 4 VII 2000, Т. М. Харпухаева.

Распространение. Россия: Арктика, Кольский п-ов, Карелия, Прибалтика, Кавказ, Урал (Савич, 1975), Чукотский п-ов, Хабаровский край, Камчатка, Якутия (Голубкова, 1983), Красноярский край — Усть-Ленский заповедник (Макарова, 1996), Алтай, Восточный и Западный Саяны (Седельникова, 1990, 2001), Байкальский хр. (Макрый, 1990); вне России: Гренландия, Монголия, Северная Америка, Северная Африка (Голубкова, 1981), высокогорья Европы — горы Скандинавии (Santesson, 1993), Британские о-ва (Purvis et al., 1992), Испания (Martinez, Burgaz, 1998), Япония (Purvis et al., 1992).

Образцы указанных видов хранятся в гербарии сектора флористики и экологии лесных ресурсов Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ.

## Благодарности

Авторы признательны М. П. Журбенко (БИН РАН им. В. Л. Комарова, г. С.-Петербург) за помощь в определении *Anamylopsora pulcherrima* и *Boreoplaca ultrafrigida.*

Часть работы выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-97203).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Будаева С. Э., Макрый Т. В. Nephromopsis komarovii* (Elenkin) Wei // Красная книга Бурятии. 2-е изд. Новосибирск, 2002. С. 283.

*Бязров Л. Г.* Лишайники // Флора Восточного Хангая (МНР). М., 1983. С. 16—88.

*Голубкова Н. С.* Конспект флоры лишайников Монгольской Народной Республики. Л., 1981. 200 с.

*Голубкова Н. С.* Анализ лишайников Монголии. Л., 1983. 248 с.

*Гурулева Н. И., Княжева Л. А.* Лишайники заповедника «Кедровая Падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1972. С. 168—171.

*Инашвили Ц. Н.* Род *Leptogium* S. Gray // Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л., 1975. С. 105—118.

*Макарова И. И.* Лишайники карбонатных местообитаний Усть-Ленского заповедника // Новости сист. низш. раст. СПб., 1996. Т. 31. С. 126—130.

*Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского заповедника. Новосибирск, 1990. 199 с.

*Савич В. П.* Род *Solorina* Ach. // Определитель лишайников СССР. Вып. 3. Л., 1975. С. 175—181.

*Седельникова Н. В.* Лихенофлора нагорья Сангилен. Новосибирск, 1985. 180 с.

*Седельникова Н. В.* Лишайники Алтая и Кузнецкого нагорья. Новосибирск, 1990. 174 с.

*Седельникова Н. В.* Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.

*Урбанавичене И. Н., Макрый Т. В. Leptogium hildenbrandii* Nyl. // Красная книга Бурятии. 2-е изд. Новосибирск, 2002. С. 265.

*Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П.* К флоре лишайников хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости сист. низш. раст. СПб., 1999. Т. 33. С. 161—171.

*Martinez I., Burgaz A. R.* Revision of genus *Solorina* (*Lichenes*) in Europe based on spore size variation // Ann. Bot. Fennici 35. 1998. P. 137—142.

*Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L.* et al. The Lichen flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. 710 p.

*Santesson R.* The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

## SUMMARY

Localities are cited of two lichen species new to Buryatia: *Solorina saccata* (L.) Ach. and *S. octospora* Arnold, and of 5 rare lichen species: *Anamylopsora pulcherrima* (Vain.) Timdal, *Boreoplaca ultrafrigida* Timdal, *Leptogium hildenbrandii* Nyl., *Nephromopsis komarovii* (Elenkin) Wei, *Solorina bispora* (Ach.) Nyl. The material was collected during field investigations of 1999—2002 on Ulan-Burgasy, Ikatsky and Barguzinsky Ranges.

# КОЛЛЕКЦИИ

УДК 582.739(477)

© Н. М. Федорончук, М. В. Шевера, Л. И. Крицкая

## КОЛЛЕКЦИЯ ТИПОВ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *FABACEAE* s. l. В ГЕРБАРИИ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ ИМ. Н. Г. ХОЛОДНОГО НАН УКРАИНЫ (KW)

N. M. FEDORONCHUK, M. V. SHEVERA, L. I. KRYTZKA. COLLECTION OF TYPES OF THE FAMILY *FABACEAE* s. l. SPECIES IN THE HERBARIUM OF N. G. KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY, NAS OF UKRAINE (KW)

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01001 Киев-1, ул. Терещенковская, 2
Тел. (38-044) 235-2038
Факс (38-044) 234-1064
E-mail-1: inst@botan.kiev.ua; E-mail-2: shevera@mail.ru

Поступила 23.08.2001
Окончательный вариант получен 21.05.2003

Проведена типификация и составлен список типовых образцов (голотип, изотип, лектотип, изолектотип, неотип) видов сем. *Fabaceae* s. l., хранящихся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW).

Ключевые слова: тип вида, голотип, лектотип, неотип, *Fabaceae*, гербарий KW.

Статья продолжает серию публикаций о типах видов цветковых растений, хранящихся в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW), включая персональные коллекции В. Г. Бессера и Н. С. Турчанинова. Приводится список видов (125) сем. *Fabaceae* s. l., описанных как с территории Украины, так и других регионов мира (Европа, Австралия и Океания, Азия, Северная Америка).

Для каждого вида указываются номенклатурная цитата, категория типа, фамилия исследователя, выделившего лектотип или неотип, оригинальный текст гербарной этикетки, местонахождение по протологу (кроме голотипов или изотипов для большинства недавно описанных видов) и критические заметки.

Типовые образцы большинства описанных Н. С. Турчаниновым видов выделены австралийским ботаником M. D. Crisp (Australian National Botanical Gardens, Herbarium CBG, Canberra), о чем свидетельствуют цитированные нами его «notae criticae».

### *Aotus* Smith

1. *A. genistoides* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 268.

Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 61» (KW).

По протологу: «Drum. V. N 61».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Aotus genistoides* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 25 II 1985. Photo 4420».

### *Astragalus* L.

1. *A. abruptus* Krytzka, 1978, Новости сист. высш. и низш. раст. 1977 : 130.

Holotypes: «RSS Ukr., dit. Nikolajeviensis, distr. Novoodessanus, p. Michajlovka, declivia calcarea ad ripam sinistram fl. Hypanis. 19 V 1973, L. Krytzka» (KW).

2. *A. borysthenicus* Klok., 1946, Бот. журн. АН УРСР, 3, 1—2: 21.

Neotypus (Krytzka, hoc loco): «Азово-Сивашский госзаповедник, о-в Бирючий. Песчано-ракушняковая степь. 20 VII 1953, Парнасский (№ 27)» (KW).

По протологу: «RSS Ucz., insula maeotica Birjuczij. In sabulosis maritimis. 12 VI 1935, leg. T. Czicza, CWU».

Примечание. В Гербариях Института ботаники НАН Украины (KW) и Харьковского университета (CWU) указанный в протологе тип вида отсутствует, вероятно, он утрачен.

3. *A. cretophilus* Klok., 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 238.

Holotypus, isotypi (2): «Ворошиловградская обл., Меловскиий р-н, Ново-Александровский (N 64) конный завод, меловые обнажения по р. Евсугу. 10 VIII 1949, M. Kotov» (KW).

4. *A. hypanicus* Krytzka, 1974, Укр. бот. журн. 31, 4 : 455.

Holotypus: «RSS Ucr., dit. Mycolajivensis, distr. Novoodessanus, prope p. Troitzke, in declivibus calcareis ad Hypanim. 15 V 1972, L. Krytzka» (KW).

5. *A. novoascanicus* Klok., 1946, Бот. журн. АН УРСР, 3, 1—2 : 19.

Lectotypus: (Krytzka, Fedoronchuk, hoc loco): «Чапли. Степь между сараями Тышковым и Орловым. 12 V 1928, leg. M. Шалыт» (KW).

По протологу: «RSS Ucr., Ascania-Nova, steppa reservata. 11 V et 6 VI 1926. Leg. M. Shalyt; CWU».

Примечание. В гербарии KW и CWU цитируемые в протологе образцы отсутствуют (утеряны?). В качестве лектотипа избран один из образцов, собранных М. Шалытом и тестированных М. В. Клоковым; этот образец ранее (Крицька та ін., 1999) ошибочно был указан в качестве голотипа.

6. *A. odessanus* Bess., 1822, Enum. Pl. Volhyn. : 30.

Lectotypus (Krytzka, hoc loco): «prope Odessam legi A. 1816» (KW).

По протологу: «Prope Odessam legi A. 1816 quam hoc anno Andrzejowskianus in Podol. australi detexit».

Примечание. В коллекции В. Г. Бессера (KW) хранятся два типовых образца вида. Протологу в большей мере отвечает экземпляр, на этикетке которого рукой А. Андржейовского написан год сбора (1816) и коллектор (А.), но без указания места сбора. На этикетке другого гербарного листа обозначено, что растение выращено в ботаническом саду г. Кременца из семян, собранных в окрестностях г. Одессы.

7. *A. olgianus* Krytzka, 1974, Укр. бот. журн. 31, 4 : 457.

Holotypus: «RSS Ukr. dit. Voroschilovgradensis, distr. Milovensis, in reservata steppaceo Striletzkij step dicto, steppa virginea plana. 19 V 1959, S. Smolko, G. Romanczuk et O. Dubovik» (KW).

8. *A. pseudoglaucus* Klok., 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 150.

Holotypus, isotypi (2): «Одеса, район Правий беріг Хаджибеївського лиману, між Алтестовим і Холодною Балкою. Схили з виходом вапняку. 4 VI 1951, М. Клоков» (KW).

9. *A. cinereus* Bieb. ex Bess., 1822, Enum. Pl. Vohl. : 29, nom. illeg., non DC., nec non Willd.

Lectotypus (Krytzka, hoc loco): «Pod. australiori» (KW).

По протологу: «In Podolia australi prope Jaorlik. A.».

10. *A. cinereus* Turcz., 1842, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 322, non. illeg., non DC., nec non Willd.

Isolectotypus: «In arenosis insulae Olchon. 1834, Turcz.» (KW).

Lectotypus (Podlech, Sytin, 1996): «In arenosis insulae Olchon. 1834, Turcz.» (LE).

## *Bossiaea* Vent.

1. *B. divaricata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 285.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drum. coll. V, N 83» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 83».

2. *B. gilbertii* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 256.
Holotypus: «Western Australia, 1842 et c., Gilbert coll. N 313 (inexsta cum *B. eriocarpa* Bth. sub hoc numero)».
По протологу: «Gilbert coll. N 313».
3. *B. oxyclada* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 284.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 82» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 82».

4. *B. peduncularis* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 287.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. Drummond coll. V. N 80» (KW).
По протологу: «Drum. coll. N 80».

5. *B. rigida* Turcz., 1853. Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 285.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 79» (KW).
По протологу: «Drum. coll. N 79».

## *Callistachys* Vent.

1. *C. tetragona* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 249.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. III. N 83» (KW).
По протологу: «Drummand coll. III. N 83».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Callistachys tetragona* Turcz. = *Oxylobium coriaceum* (Sm.) C. Gardner. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

## *Chamaecytisus* Link

1. *C. pineticola* Ivczenko, 1992, Укр. бот. журн., 49, 2 : 86.
Holotypus: «RSS Ucr., in adjacentibus Kioviae, prope Irpenj margines pineti. 25 V 1976, I. Ivczenko» (KW).

## *Chorizema* Fisch.

1. *C. capillipes* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 255.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 27 (ex parte)» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 27».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Chorizema capillipes* Turcz. = *C. glycinifolium* (Sm.) Druce. This may in fact be part of Drummond coll. V. N 26. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

2. *C. cytisoides* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 256.
Holotypus: «Nova Hollandia Swan River. 1849. Drummond, N 77» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 77».

Примечание. Типовой материал (6 растений) представлен на двух гербарных листах под одним и тем же номером (N 77). Здесь же имеются две notae criticae: «Type (part) of *Chorizema cytisoides* Turcs. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983», «Part of Type of *Chorizema cytisoides* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

3. *C. denticulatum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 252.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 25» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 25».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Chorizema denticulatum* Turcz.? = *C. glycinifolium* (Sm.) Druce. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

4. *C. heterophyllum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 255.
?Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 27 (ex parte)» (KW).

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Chorizema heterophyllum* Turcz. = *Oxylobium heterophyllum* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983», однако мы не можем категорически утверждать этот статус типового образца, поскольку в протологе не указано место, откуда был описан вид.

5. *C. humile* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 254.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drumm. coll. post. IV. N 36» (KW).
По протологу: «Drum. IV. N 36».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Chorizema humile* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

6. *C. parvifolium* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 253.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 23» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 23».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Chorizema parvifolium* Turcz. = *C. nervosum* T. Moore. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

7. *C. pubescens* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 256.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drummond coll. IV. N 33» (KW).
По протологу: «Drum. IV. N 33».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Chorizema pubescens* Turcz. = *Oxylobium carinatum* (Meisn.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 18 VII 1983».

8. «*C. trigonum*» Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 254.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 22» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 22».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Chorizema trigonum* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

### *Cytisus* L.

1. *C. kreczetoviczii* Wissjul., 1954, во Фл. УРСР, 6 : 586, 336, рис. 105.
Lectotypus (Shevera, Fedoronchuk, hoc loco) et isolectotypus: «Надозів'я. Маріупільщина, Харцизька балка, що впадає в р. Гр. Єланчик. На відслоненнях сарматського вапняка. 23 V 1926, Ю. Клеопов» (KW).
По протологу: «RSS Ucr., ditio Staliniensis, distr. Zdaniv, prope flum. Gruzkyj Jelanczyk, loco Charcysska balka dicto, in decliviis calcareis sarmacitis».

Примечание. В Гербарии KW других, кроме вышецитированных, образцов, которые можно было бы рассматривать как типовые, нет. Однако в протологе не указана дата сбора. Поэтому мы принимаем их в качестве лектотипа и изолектотипа, хотя ранее (Крицька та ін., 1999) они ошибочно были приняты как голотип и изотип.

### *Daviesia* Smith

1. *D. acanthoclada* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 262.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 90» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 90».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia acanthoclada* Turcz. = *Hovea acanthoclada* (Turcz.) F. Muell. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

2. *D. anceps* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 266.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 86» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 86».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia anceps* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983» и фотографией типа.

3. *D. calystegia* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 264.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. IV. N 30» (KW).
По протологу: «Drum. IV. N 30».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia calystegia* Turcz. = *D. crenulata* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983» и фотографией типа.

4. *D. condensata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 265.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drum. coll. V. N 50» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 50».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia condensata* Turcz. = *Dillwynia pungens* (Sweet) Mackay. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983» и фотографией типа.

5. *D. crenulata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 265.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 40» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 40».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia crenulata* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983» и фотографией типа.

6. *D. lancifolia* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 263.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. IV post. N 28» (KW).
По протологу: «Drum. IV. N 28».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia lancifolia* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983».

7. *D. mollis* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 263.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 39» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 39».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia mollis* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983» и фотографией типа.

8. *D. obovata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 261.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 41» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 41».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia obovata* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983» и фотографией типа.

9. *D. pachylima* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 263.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 43» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 43».

Примечание. Цитированный образец, неизвестно, на каком основании, обозначен как лектотип, о чем свидетельствует notae criticae: «Lectotypus, Crisp, in herb.: 27 VII 1983».

10. *D. striata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 264.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. IV post. N 29».
По протологу: «Drum. V. N 29».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Daviesia striata* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VII 1983» и фотографией типа.

## *Dichosema* Benth.

1. *D. microphyllum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 283.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 85» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 85».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Dichosema microphyllum* Turcz. = *Mirbelia microphylla* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photo 4439».

2. *D. multicaule* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 283.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drum. coll. post. IV. N 34» (KW).
По протологу: «Drum. IV. N 34».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Dichosema multicaule* Turcz. = *Mirbelia multicaulis* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985 Photo 4455».

## *Euchilus* R. Br.

1. *E. calycynus* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 276.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drum. coll. V. N 75» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 75».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Euchilus calycinus* Turcz. = *Pultenaea calycina* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photos 4433—4».

2. *E. purpureus* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 276.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 70» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 70».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Euchilus purpureus* Turcz. = *Pultenaea purpurea* (Turcz.) Crisp. ms. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photos 4435—6».

3. *E. rotundifolius* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 277.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drum. coll. V. N 78» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 78».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Euchilus rotundifolius* Turcz. = *Pultenaea rotundifolia* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photos 4437—8».

4. *E. spinulosus* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 275.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 71» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 71».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Euchilus spinulosus* Turcz. = *Pultenaea spinulosa* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 4 II 1985. Photos 4458—9».

## *Eutaxia* R. Br.

1. *E. densifolia* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 271.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 76» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 76».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Eutaxia densiflora* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 25 II 1985. Photo 4421».

2. *E. divaricata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 270.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. IV post. N 23» (KW).
По протологу: «Drum. IV. N 23».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Eutaxia divaricata* Turcz. = *Dillwynia divaricata* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 7 II 1985. Photo 4426».

3. *E. leptophylla* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 268.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. post. IV. N 35» (KW).
По протологу: «Drum. IV. N 35».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Eutaxia leptophylla* Turcz. = *Eutaxia microphylla* (R. Br.) J. Black. Determinavit M. D. Crisp. 25 II 1985. Photo 4422».

4. *E. obovata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 271.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 46» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 46».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Eutaxia obovata* Turcz. = *Eutaxia parvifolia* Benth. Determinavit M. D. Crisp. 25 II 1985. Photo 4423».

5. *E. punctata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 272.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drummond coll. V. N 69» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 69».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Eutaxia punctata* Turcz. = *Gastrolobium punctatum* (Turcz.) Crisp., comb. nov. ined. Determinavit M. D. Crisp. 18 II 1985. Photo 4424».

6. *E. uncinata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 269.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 49» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 49».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Eutaxia uncinata* Turcz. = *Dillwynia uncinata* (Turcz.) J. Black. Determinavit M. D. Crisp. 8 II 1985. Photo 4425».

### *Gastrolobium* R. Br.

1. *G. corymbosum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 272.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 58» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 58».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Gastrolobium corymbosum* Turcz. = *G. bilobum* R. Br. Determinavit M. D. Crisp. 6 II 1985. Photo 4428».

2. *G. crenulatum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 273.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 55» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 55».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Gastrolobium crenulatum* Turcz. a good species. Determinavit M. D. Crisp. 6 II 1985. Photo 4427».

3. *G. emarginatum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 273.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drummond. coll. V. N 51» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 51».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Gastrolobium emarginatum* Turcz. = *G. velutinum* Lindley et Paxton. Determinavit M. D. Crisp. 6 II 1985. Photo 4429».

4. *G. polycephalum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 274.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drum. coll. V. N 54» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 54».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Gastrolobium polycephalum* Turcz. = *G. pyramidale* T. Moore. Determinavit M. D. Crisp. 6 II 1985. Photo 4430».

5. *G. pulchellum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 274.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond. coll. V. N 57» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 57».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Gastrolobium pulchellum* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 6 II 1985. Photo 4431».

6. *G. stenophyllum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 275.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond. coll. V. N 52» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 52».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Gastrolobium stenophyllum* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 6 II 1985. Photo 4432».

### *Genista* L.

1. *G. donetzica* Kotov, 1940, Бот. журн. АН УРСР, 1, 2 : 276.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco) : «Артемівська (Бахмутська) округа, окол. с. Серебрянка, на глинясто-крейдяних відслоненнях. 15 VIII 1928, P. Oksijuk (KW)».
По протологу: «Ворошиловградська обл., Лисичанський р-н, Серебрянка на р. Дінцю, квітки і плоди. 15 VIII 1928 р. зібрав П. Оксіюк, там же, 12 VI 1936 р. Зібрав Ф. Гринь».

Примечание. Цитированный образец ранее (Крицька та ін., 1999) ошибочно был принят за голотип.

2. *G. marginata* Bess. ex Andrz., 1860, Андржиевский, Исчисл. раст. Подол. губ.: 29.
Lectotypus (Shevera, hoc loco): «Pod. austral. Bess.» (KW).
По протологу: «...circa Sawran 1829. ad Borysth.».

3. *G. scythica* Pacz., 1889, Зап. Киев. общ-ва естествоиспыт. 10, 2 : 424, tabl. 7, fig. 8—9, s. restr.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco; Dubovik, 1989, in herb. Schmalh., pro «Typus») «p. Osokorowka ad Borysthenem gub. Cherson, apr. 1888, Paczoski»; syntypus: «Mielowoje ad Borysthenem gub. Cherson, apr. 1888, J. Paczoski» (KW).
По протологу: «При Днепре (Качкаровка, Меловое, Софиевка, Осокоровка). При Буге (Вознесенск...) и при Ингуле около Николаева».

Примечание. Лектотипом вида Н. Н. Цвелёв (1987) выбрал экземпляр из с. Качкаровка, не заметив, что на этом же гербарном листе есть растения, которые относятся к *G. millii* Heldr. При этом он не указал конкретно образец, принятый им за лектотип *G. scythica*. Поэтому мы считаем целесообразным выбрать другой лектотип.

4. *G. taurica* Dubovik, 1991, Новости сист. высш. раст. 28 : 96.
Isotypus: «Крым, Бахчисарайский р-н, на крутом меловом склоне южной экспозиции в окр. ст. Сирень. 30 VI 1962, И. Крюкова» (KW).

Примечание. В Гербарии LE хранится голотип вида.

5. *G. tetragona* Bess., 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 73.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, Krytzka, hoc loco): «ad Jaorlik et Tyram» (KW).
По протологу: «Ad Tyram a Jaorlik ad Raszkow spatio 7 millearium frequens. A.».

### *Gompholobium* Smith

1. *G. obcordatum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 258.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drummond coll. V. N 42» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 42».

Примечание: Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Gastrolobium obcordatum* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 28 VI 1984. Photo 4460».

### *Hedysarum* L.

1. *H. inundatum* Turcz., 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 781.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «In pratis subalpinus ad torrente Dzemczug. 1830, Turcz.» (KW).

По протологу: «In glareosis subalpinis inundatis ad ripas torrentium e. gr. Dzemczug, Kudun etc.».

Примечание. В Гербарии LE типовые образцы отсутствуют.

2. *H. microphyllum* Turcz., 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 778.

?Isolectotypus: «In campis ad Angaram prope pagum Konovalov, 1830, Turcz.» (KW).

?Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «In campis ad Angaram prope pagum Konovalov, 1830, Turcz.» (LE).

По протологу: «In siccis lapidosis ad fluvium Angaram ultra Balagansk, ubitantum specimina florifera colligere mihi liquit, postea circa urbem Krasnoyarsk, in monte Krasnaja Sopka dicta, tam florentia, quam fructifera magna in copia reperi».

Примечание. В Гербариях LE и KW, кроме типовых образцов, предварительно выделенных нами как лектотип и изолектотип, других не обнаружено.

3. *H. mongolicum* Turcz., 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15 : 781, in obs.; id. 1842, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 337.

Isolectotypus: «In locis subsalsis et arenosis Mongolia Chinensis. 1831» (KW).

Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «In locis subsalsis et arenosis Mongolia Chinensis. 1831» (LE).

По протологу: «In locis subsalsis Dahuriae ad limites Chinensis inter Abagaitui et Chailassutui».

4. *H. setigerum* Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey., 1837, Index Sem. Hort. Petropol. 1 : 29.

Isolectotypus: «In monte lapidosa ad rivulum Sakir, 1830, Turcz.» (KW).

Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «In monte lapidosa ad rivulum Sakir, 1830, Turcz.» (LE).

По протологу: «Hab. in Dahuria».

Примечание. В коллекции Н. Турчанинова (KW) под названием «*Hedysarum segiterum* mihi» имеются типовые образцы, которые можно отнести к синтипам: «Ad Angaram, 1833», «In monte lapidosa ad rivulum Sakir, 1830, Turcz.», «Ad fl. Aldan, legit cl. Kuznetsoff, 1835. Turcz.», «Insula Kurilense». Последние экземпляры (собранные на р. Алдан и Курильских островах) существенно отличаются от первых и на них имеется notae criticae (без указания автора) с определением: «*H. mackenzii* Rich.».

### *Isotropis* Benth.

1. *I. juncea* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 251.

Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. post. N 22» (KW).

По протологу: «Drum. IV. N 22».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Isotropis juncea* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 27 VI 1984. Photo 4468».

### *Jacksonia* R. Br.

1. *J. compressa* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 260.

Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 36» (KW).

По протологу: «Drum. V. N 36».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Jacksonia compressa* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 1 II 1985. Photo 4464».

2. *J. foliosa* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 260.

Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. IV. post. N 25» (KW).

По протологу: «Drum. IV. N 25».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Jacksonia foliosa* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 1 II 1985. Photo 4463».

3. *J. grevilleoides* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 259.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. IV. post. I. N 32» (KW).
По протологу: «Drum. IV. N 32».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Jacksonia grevilleoides* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 1 II 1985. Photo 4462».

4. *J. juncea* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 261.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 33» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 33».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Jacksonia juncea* Turcz. = *J. capitata* Benth. Determinavit M. D. Crisp. 1 II 1985. Photo 4461».

5. *J. umbellata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 261.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 34» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 34».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Jacksonia umbellata foliosa* Turcz. = *J. capitata* Benth. Determinavit M. D. Crisp. 1 II 1985. Photo 4470».

### *Kaleniczenkia* Turcz.

1. *K. daviesioides* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 252.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. post. N 26» (KW).
По протологу: «Drum. coll. IV. N 26».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Kaleniczenckia daviesioides* Turcz. = *Leptosema daviesioides* (Turcz.) Crisp. Determinavit M. D. Crisp. 27 VI 1984. Photo 4469».

### *Leptocytisus* Meissn.

1. *L. hirtellus* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 258.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 72» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 72».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Leptocytisus hirtellus* Turcz. = *Latrobea hirtella* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 1 II 1985. Photo 4465».

### *Lotus* L.

1. *L. ambiguus* Bess. ex Spreng., 1826, Syst. Veg. 3 : 282.
Lectotypus (Krytzka, hoc loco): «Cremenetz» (KW).
По протологу: «...Volhynia».

2. *L. elisabethae* Opperman ex Wissjul., 1954, во Фл. УРСР, 6 : 588, 429, рис. 81.
Neotypus (Krytzka, hoc loco): «Distr. Mariupol. Білосарайська коса. Вогкий гумусований пісок по краю піскового гребня. 3 VII 1929, С. Постригань» (KW).
По протологу: «RSS Ucr., ditio Staliniensis, loco Belossaraiskaja Kossa dicto. 15 VII 1933, leg. S. Postryganj».

Примечание. Указанный Е. Висюлиной в протологе тип, хранившийся в Гербарии KW, утрачен. Выбранный в качестве неотипа образец сопровождается notae criticae П. Оппермана: «*Lotus Elisabetae* Opperman species nova, 1931 г.» и, несомненно, был известен Висюлиной при описании вида.

3. *L. olgae* Klok., 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 235.
Isotypus: «Луганская обл., Меловской р-н, заповедник «Стрелецкая степь». Ложбинка. 13 VIII 1958, О. Дубовик» (KW).

Примечание. В Гербарии LE хранится голотип вида.

4. *L. ucrainicus* Klok., 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21 : 233.
Isotypi (2): «Prov. Kiev, in pratis siccis pr. urbem Umanj, VI 1899, E. Koliasinsky (Herb. Fl. Ross., N 810)» (KW).

Примечание. В Гербарии LE хранится голотип вида.

## *Medicago* L.

1. *M. dzawakhetica* Bordz., 1907, in Проток. засед. Киев. общ. Естеств.: 2.
Lectotypus (Shevera, Fedoronchuk, hoc loco): «Transcaucasia. Prope Akhalkalaki (prov. Tiflis) — in locis herbosis. 30 VII 1907, Eug. Bordzilovski» (KW).
По протологу: «Planta decripta lecta est Dzhawakhetica (distr. Akhalkalaki, prov. Tiflis) prope Akhalkalaki, ubi crescit sat copiose in locis herbosis, in pasquis, in declivibus atque ad vias...».

2. *M. procumbens* Bess., 1809, Prim. Fl. Galic. 2: 127.
Neotypus (Krytzka, Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «*M. procumbens* (ex herb. Bess.)» (KW).
По протологу: «...Leopoli et Cracoviae».

Примечание. В Гербарии KW (персональная коллекция В. Бессера) нет образцов, которые отвечали бы протологу. Имеется лишь 4 гербарных образца, на этикетках которых рукой Бессера написано: «*M. procumbens*», а неизвестным автором эти же образцы были переопределены как *M. falcata*. На 3 образцах не указано место сбора, а на четвертом написано: «cult.» и тоже другим почерком дописано «Curonia». В Гербарии LE типовые образцы вида также отсутствуют.

## *Meladenia* Turcz. [*Psoralea* L.]

1. *M. densiflora* Turcz., 1848, Bull. Soc. Nat. Moscou, 21, 1 : 576.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «Cumm. coll. N 1649. *Psoralea* sp. suad. cl. Bentham in litt». (KW).
По протологу: «In insulis Philippinis Luzon (provincia South-Illoco) et Panay cum coll. 1169 et 1649».

## *Melilotus* Mill.

1. *M. pallidus* Bess., 1823, Index Sem. Hort. Cremen.; Sér., 1825, in DC., Prodr. 2 : 188.
Neotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «Pod. Littora» (KW).
По протологу: «...in Volhynia...».

Примечание. В Гербарии KW других типовых образцов, кроме выше указанного, нет. Ранее (Крицька та ін., 1999) мы приняли его за лектотип, однако сейчас, учитывая не совсем точное соответствие протологу, рассматриваем его в качестве неотипа.

2. *M. procumbens* Bess., 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 30.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «in Podolia austr. Bessarabia» (KW).
По протологу: «...in Podolia australi. A. In Bessarabia ipsemet legi».

Примечание. В Гербарии LE хранится изолектотип вида.

## *Mirbelia* Smith

1. *M. aspera* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 281.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 28» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 28».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Mirbelia aspera* Turcz. = *M. ovata* Meissner. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photo 4442».

2. *M. racemosa* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 282.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 59» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 59».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Mirbelia racemosa* Turcz. = *Oxilobium racemosum* (Turcz.) C. Gardner. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photo 4440».

3. *M. subcordata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 282.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 60» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 60».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Mirbelia subcordata* Turcz. ?= *M. ovata* Meissner. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photo 4441».

## *Onobrychis* Mill.

1. *O. gracilis* Bess., 1822, Enum. Pl. Volhyn.: 74.
Isolectotypus: «in Podolia australis» (KW).
Lectotypus (Fedoronchuk, Krytzka, hoc loco): «in Podolia australis» (LE).
По протологу: «In Pod. australi. A.».

Примечание. В коллекции В. Г. Бессера (KW) в пачке с образцами *O. gracilis* есть пометка О. Дубовик: «...часть автентичного материала вида отослана в Ленинград».

2. *O. tesquicola* Krytzka, 1976, Новости сист. высш. и низш. раст. 1975 : 126.
Holotypus: «RSS Ucr., dit. Chersonensis, distr. Berislavensis, praedium defensium venaticum Gavrilovskoje dictum, in declivibus calcareis. 13 VII 1974, L. Krytzka» (KW).

## *Oxylobium* Andr.

1. *O. atropurpureum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 250.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 53» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 53».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Oxylobium atropurpureum* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 19 Jun. 1984. Photo 4466» и «Lectotype (ined.) of *Gastrolobium leakeanum* J. Drumm. Determinavit M. D. Crisp. 19 Jun. 1984. Photo 4467».

## *Oxytropis* DC.

1. *O. ciliata* Turcz., 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 186.
Isolectotypus: «In locis subarenosis Mongoliae Chinensis. 1831» (KW).
Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «In locis subarenosis Mongoliae Chinensis. 1831» (LE).
По протологу: «Hab. in locis subarenosis Mongoliae Chinensis australis prope oppidum Tzagan-Balgassu. Majo m. lecta».

2. *O. mertensiana* Turcz., 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou : 68.
Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «Ad sinum Sancti Laurentii. D. Mertens» (KW).
По протологу: «Ad sinum Sancti Laurentii, legit Dr. Mertens».

Примечание. В Гербарии LE типовые образцы отсутствуют, а хранящиеся два гербарных образца, собранные И. Эшшольцем (J. F. G. von Eschscholtz) из locus classicus, ошибочно указаны как типовые.

3. *O. ochrantha* Turcz., 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 188.
Isolectotypus: «In locis subarenosis Mongoliae Chinesis australis. 1831» (KW).
Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «In locis subarenosis Mongoliae Chinesis australis. 1831» (LE).

По протологу: «Hab. in locis subarenosis Mongoliae Chinensis australis prope Tzagan-Balgassu. Majo floret».

4. *O. peschkovae* M. Pop., 1957, Бот. мат. (Ленинград), 18 : 6.
Isotypus: «Оз. Байкал. Мыс Крутогубский в Чивыркуйском заливе. Скалы и их карнизы, 12 VI 1954, М. Г. Попов, Г. А. Пешкова, Л. И. Малышев, П. А. Новокшенов» (KW).

Примечание. В Гербарии IRK (Иркутск) находится голотип вида.

5. *O. racemosa* Turcz., 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 187.
Isolectotypus: «In arenosis Mongoliae Chinesis. 1831» (KW).
Lectotypus (Fedoronchuk, hoc loco): «In arenosis Mongoliae Chinesis. 1831» (LE).
По протологу: «Lecta in arenosis Mongoliae Chinensis prope Chadatu, Augustomense».

6. *O. tompudae* M. Pop., 1957, в Списке раст. Герб. фл. СССР, 14 : 22, N 4032.
Isotypus: «Оз. Байкал, сев.-вост. берег, мыс Омагочан близ устья р. Томпуды 55° с. ш. Каменистый крутой обрыв морены. 22 VII 1954, М. Г. Попов» (KW).

## *Phaca* L.

1. *P. brachycarpa* Turcz., 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou, 5 : 185.
Lectotypus (Fedoronchuk, Shevera, hoc loco): «In arenosis Mongoliae Chinesis. 1831, legit Kuznetsoff» (KW).
По протологу: «In locis subarenosis Mongoliae Chinensis, Julio, m. lecta».

Примечание. В Гербарии LE хранятся 4 аналогичных выбранному нами в качестве лектотипа образца, которые ошибочно указаны в «Каталоге...» (2000) как изотипы (они не являются изотипами, поскольку в протологе не указана дата сбора).

2. *P. macrostachys* Turcz., 1840, Bull. Soc. Nat. Moscou, 13 : 66.
Isolectotypus: «In montosis lapidosis Mongoliae Chinesis. 1831, Renntt.» (KW).
Lectotypus (Podlech, Sytin, 1996): «In montosis lapidosis Mongoliae Chinesis. 1831, Renntt.» (LE).
По протологу: «In montosis lapidosis Mongoliae Chinensis».

## *Phyllota* Benth.

1. *P. gracilis* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 267.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. III. N 91» (KW).
По протологу: «Drum. III. N 91».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Phyllota gracilis* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 4 II 1985. Photos 4473-4».

2. *P. villosa* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 267.
Holotypus: «Western Australia. 1842, et c., Gilbert coll. N 255» (KW).
По протологу: «Gilbert coll. N 255».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Phyllota villosa* Turcz. = *P. barbata* Benth. Determinavit M. D. Crisp. 4 II 1985. Photos 4475-6».

## *Piptomeris* Turcz.

1. *P. aphylla* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 258.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 32» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 32».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Piptomeris aphylla* Turcz. = *Jacksonia aphylla* (Turcz.) Druce. Determinavit M. D. Crisp. 27 VI 1984. Photo 4481».

## *Platylobium* Smith

1. *P. spinosum* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 284.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drum. coll. V. N 84» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 84».

## *Pultenaea* Smith

1. *P. adunca* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 279.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drum. coll. V. N 66» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 66».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Pultenaea adunca* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 4 II 1985. Photos 4456—7».

2. *P. brachyphylla* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 279.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 68» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 68».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Pultenaea brachyphylla* Turcz. = *P. verrucosa* Turcz. var. *brachyphylla* (Turcz.) Benth. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photos 4451—2».

3. *P. diemenica* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 277.
Holotypus: «Van Diemen land. E coll. Gunniana, obsque numero» (KW).
По протологу: «Terra van Diemen; Gunn coll. (numero ignoto)».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Pultenaea diemenica* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 4 II 1985. Photos 4453—4».

4. *P. neurocalyx* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 281.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swam River. 1849. Drummond coll. V. N 63» (KW).
По протологу: «Drum. coll. V. N 63».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Pultenaea neurocalyx* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photos 4447—8».

5. *P. pteronioides* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 280.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 67» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 67».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Pultenaea pteronioides* Turcz. = *P. strobilifera* Meissner. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photos 4445—6».

6. *P. verruculosa* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 278.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drumm. coll. V. N 65» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 65».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Pultenaea verruculosa* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photos 4449—50».

7. *P. verticillata* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 279.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drummond coll. V. N 64» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 64».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Pultenaea verticillata* Turcz. = *P. empetrifolia* Meissner. Determinavit M. D. Crisp. 5 II 1985. Photos 4443—4».

## *Sphaerolobium* Smith

1. *S. daviesioides* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 266.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drummond coll. V. N 46» (KW).

По протологу: «Drum. V. N 46».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Sphaerolobium daviesioides* Turcz. Determinavit M. D. Crisp. 1 II 1985. Photo 4471».

2. *S. drummondii* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 267.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drum. coll. V. N 47» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 47».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Sphaerolobium drummondii* Turcz. = *S. macranthum* Meissner. Determinavit M. D. Crisp. 4 II 1985. Photo 4472».

### *Toxotropis* Turcz.

1. *T. jaegeri* Turcz., 1846, Bull. Soc. Nat. Moscou, 19, 2 : 597.
Holotypus: «Borynella... *Toxotropis jaegeri.* N 102» (KW).
По протологу: «In venitur inter plantas Haitenses a cl. Jager sub. n. 102».

### *Trifolium* L.

1. *T. ucrainicum* Opperman ex Wissjul., 1954, во Фл. УРСР, 6 : 588, 417.
Holotypus, isotypus: «УССР. Ізюмщина, Червоний Оскіл, Великі Луки, луг. 15 VI 1927, М. Клоков» (KW).
По протологу: «Ditio Charkoviensis: prope pag. Chervonyi Oskol».

Примечание. Ю. Р. Росков относит *T. ucrainicum* к *T. pratense* L. s. l., о чем свидетельствует написанная им к одному из хранящихся в Гербарии KW типовых образцов «notae criticae». В сводке С. К. Черепанова (1995) *T. ucrainicum* также приводится как синоним *T. pratense*, однако в работе S. Mosyakin, M. Fedoronchuk (1999) — как синоним *T. arvense.*

### *Urodon* Turcz.

1. *U. capitatus* Turcz., 1849, Bull. Soc. Nat. Moscou, 22, 1 : 16.
Holotypus: «Nova Hollandia. Drumm. coll. post. I. N 21» (KW).
По протологу: «Drum. I. N 21».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Urodon capitatus* Turcz. = *Pultenaea capitata* (Turcz.) Druce. Determinavit M. D. Crisp. 4 II 1985. Photos 4477—8».

2. *U. dasyphyllus* Turcz., 1853, Bull. Soc. Nat. Moscou, 26, 1 : 268.
Holotypus: «Nova Hollandia, Swan River. 1849. Drummond coll. V. N 47» (KW).
По протологу: «Drum. V. N 47 (sub eodum numero cum *Spaerolobio drummondii*)».

Примечание. Гербарный образец снабжен notae criticae: «Holotype of *Urodon dasyphyllus* Turcz. = *Pultenaea* sp. Determinavit M. D. Crisp. 4 II 1985. Photos 4479—80».

## Благодарности

Авторы благодарны А. К. Сытину и В. В. Бялту (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург) за помощь в получении протологов некоторых видов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Каталог* типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института имени В. Л. Комарова (LE) / Под ред. В. И. Грубова. СПб., 2000. 235 с.

*Крицька Л. І., Мосякін С. Л., Новосад В. В., Федорончук М. М., Царенко О. М., Шевера М. В.* Типіфікація видів судинних рослин, описаних з території України: родина *Fabaceae* Lindl. // Укр. бот. журн. 1999. Т. 56, № 6. С. 606—616.

*Цвелёв Н. Н.* Род Дрок — *Genista* L. Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 228—234.

*Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

*Mosyakin S.*, *Fedoronchuk M.* Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev, 1999. 345 p.

*Podlech D.*, *Sytin A.* Typification of Russian and some other species of *Astragalus* 1 // Sendtnera. 1996. Bd 3. P. 149—176.

## SUMMARY

The list of type specimens of the family *Fabaceae* kept in the Herbarium KW (including personal collections of W. Besser and N. Turczaninov) is presented. The following data are cited: original nomenclatural citations, categories of the types (holotype, lectotype, isotype, neotype).

# ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 582.579.2

© Н. Б. Алексеева

## ОХРАНА ВИДОВ РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

N. B. ALEXEEVA. CONSERVATION OF SPECIES OF THE GENUS *IRIS* (*IRIDACEAE*) IN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: nina@na4075.spb.edu
Поступила 18.04.2003

Дана общая характеристика 36 видов и 1 подвида рода *Iris*, произрастающих на территории России. Анализируется их охрана в природе и в условиях культуры. Предлагаются меры и формы охраны ряда редких видов в зависимости от особенностей их распространения и итогов интродукции.

Ключевые слова: *Iris*, интродукция, охрана.

Род *Iris* L. — касатик, ирис, в широком понимании включает до 347 видов (Родионенко, 1961; Mathew, 1989; Zhao et al., 2000). Однако позже Г. И. Родионенко (2002) пришел к выводу, что к настоящим ирисам следует относить не более 200 видов (только корневищные ирисы), исключил из состава рода луковичные и клубнелуковичные виды. Систематика видов *Iris* сложна; различные авторы понимают многие виды рода по-разному (Грубов, 1970; Пешкова, 1975), вследствие чего общее число видов *Iris*, встречающихся в России, оценивается в пределах от 34 до 40. В настоящей статье принимается для России 36 дикорастущих видов *Iris* и 1 подвид, которые представляют 3 подрода (табл. 1).

Группа корневищных видов рода имеет наиболее обширный ареал, охватывающий бóльшую часть Северного полушария. На севере они встречаются до 70° с. ш. (в Северо-Восточной Азии и на Аляске), на юге — почти до тропиков (провинция Гуаньдун в Китае) — 30° с. ш. Виды касатиков освоили широкий диапазон местообитаний — от прибрежных до пустынных, поднимаясь и до высокогорий, где предпочитают наиболее прогреваемые участки. Бóльшая часть ирисов — светолюбивые растения, но есть виды, встречающиеся в лесах (в России — *I. bloudowii*, *I. ruthenica*).

Виды рода *Iris* — высокодекоративные растения, украшающие многие ландшафты нашей страны; они неизменно привлекают внимание человека и давно введены в культуру, в том числе в селекцию. В результате антропогенных воздействий площади ненарушенных ландшафтов, в которых растут касатики, постоянно сокращаются. Нередко в массе растения заготовляют для продажи, причем не только цветущие стебли ирисов, но и корневища (для разведения в садах). В связи с этим необходимо принимать меры для охраны этих растений, и частично они уже охраняются в России. В настоящей статье приводятся данные об охране видов *Iris* в природе и в условиях культуры и предлагаются меры по охране ряда редких видов.

### Охрана видов *Iris* в природе

Ирисы растут практически по всей территории России, за исключением Арктики и большей части субарктики. Но разнообразие видов *Iris* в разных районах России очень различно. В таежных районах ее европейской части и Сибири обычно встреча-

## ТАБЛИЦА 1

Дикорастущие виды рода *Iris*, произрастающие на территории России (Родионенко, 1961, с дополнениями и изменениями)

| Subgenus | Sectio | Subsectio | Series | Species |
|---|---|---|---|---|
| *Limniris* (Tausch) Spach | *Limniris* | *Apogon* Benth. | *Sibiricae* (Diels) Lawrence | *Iris sanguinea* Donn.<br>*I. sibirica* L. |
| | | | *Laevigatae* (Diels) Lawrence | *I. ensata* Thunb.<br>*I. laevigata* Fisch. et C. A. Mey.<br>*I. maackii* Maxim.<br>*I. pseudacorus* L. |
| | | | *Tripetalae* (Diels) Lawrence | *I. setosa* Pall. ex Link |
| | | *Haloiris* Doronkin | *Lactala* Doronkin | *I. biglumis* Vahl.<br>*I. lactea* Pall.<br>*I. oxypetala* Bunge<br>*I. pallasii* Fisch. ex Trev. |
| | | *Tenuifoliae* Diels | *Tenuifoliae* (Diels) Lawrence | *I. loczyi* Kanitz<br>*I. tenuifolia* Pall. |
| | | | *Ventricosae* Rodion. | *I. ventricosa* Pall. |
| | *Ioniris* Spach | | *Ruthenicae* (Diels) Lawrence | *I. ruthenica* Ker.-Gawl.<br>*I. ruthenica* subsp. *brevituba* (Maxim.) V. Doronkin<br>*I. uniflora* Pall. ex Link |
| *Xyridion* Tausch ex Spach | | | *Spuria* (Diels) Lawrence | *I. halophila* Pall.<br>*I. klattii* Kem.-Nat.<br>*I. notha* Bieb.<br>*I. pseudonotha* Galushko |
| | | | *Graminea* Rodion. | *I. ludwigii* Maxim.<br>*I. pontica* Zapał. |
| *Iris* | *Iris* | | *Pumilae* Lawrence | *I. timofejewii* Woron.<br>*I. glaucescens* Bunge<br>*I. pumila* L.<br>*I. scariosa* Willd. ex Link. |
| | | | *Elatae* Lawrence | *I. aphylla* L.<br>*I. furcata* Bieb.<br>*I. pineticola* Klok. |
| | *Hexapogon* (Bunge) Baker | *Regelia* (Dykes) Rodion. | | *I. bloudowii* Ledeb.<br>*I. humilis* Georgi<br>*I. ivanovae* Doronkin<br>*I. potaninii* Maxim.<br>*I. tigridia* Bunge<br>*I. vorobievii* N. Pavlova |
| | | *Oncocyclus* (Siemss.) Benth. | | *I. acutiloba* C. A. Mey. |

ется 1—2 вида рода. В равнинных лесостепных районах также обычно растут 2—3 вида, но число ирисов на юге Дальнего Востока увеличивается до 11. В азиатской части России число видов ирисов заметно возрастает, и если в европейской части 8 видов, в российской части Кавказа — 10, то в южной части Западной Сибири — 12, а в Восточной Сибири (главным образом в Забайкалье и Даурии) — 17. Немало видов *Iris* растет в России лишь на ограниченных территориях. Ареалы двух кавказских видов — *Iris pseudonotha* и *I. timofejewii* — вообще не выходят за пределы России (это — эндемичные для России и очень узкоареальные виды). Очень небольшие участки ареала на территории России имеют *I. acutiloba*, *I. klattii* (Кавказ), *I. ludwigii* (Зап. Сибирь), *I. loczyi* (только Тува), *I. maackii*, *I. vorobievii* (Дальний Восток). *I. ludwigii*, *I. maackii* и *I. vorobievii* за пределами России, по-видимому, тоже являются очень редкими и малоизвестными видами. Еще один малоизвестный вид — *I. scariosa*, описанный из низовий р. Волги, в последние более чем 50 лет практически не собирался. По-видимому, он сохранился только на территориях местных кладбищ, хотя охрана его ведется в Астраханском и Хопёрском заповедниках. Преимущественно на территории России распространены степные и полупустынные, хорошо известные виды — *I. notha*, *I. potaninii*, *I. pumila*, *I. tigridia*, *I. uniflora* и *I. ventricosa*. Существенное значение в растительном покрове России имеют *I. halophila*, *I. humilis*, *I. sibirica*, *I. ruthenica* и *I. tenuifolia*. У этих видов довольно широкий ареал как в нашей стране, так и за рубежом. *I. laevigata*, *I. lactea*, *I. pseudacorus* и *I. setosa* — весьма заметные ландшафтные растения, образующие крупные ярко-зеленые куртины и полосы вдоль рек, ручьев и у родников.

Согласно Красным книгам СССР (1975, 1978, 1985), РСФСР (1988), республиканским (Якутии, 1987; Коми, 1998; Бурятии, 2002; Тувы, 2002), краевым и областным Красным книгам (Волгоградской обл., 1992; Архангельской обл., 1995; Среднего Урала, 1996; Алтайского края, 1998; Читинской обл., 2002), а также различным спискам охраняемых растений (Белоусова, Денисова, 1979; Охраняемые..., 1979; Редкие..., 1980; Сохраним..., 1981; Редкие..., 1981, 1983; Харкевич, Качура, 1981; Горчаковский, Шурова, 1982; Сохраним..., 1984; Биология..., 1985; Благовещенский, Шустов, 1989; Шевченко, 1990; редкие..., 1991; Иванов, 1995; Миронова, Павлова, 1999; Скворцов, 2000), редкими и исчезающими считаются 29 видов рода *Iris* (табл. 2). Из 99 существующих заповедных территорий в 31 встречаются 18 видов: *I. bloudowii*, *I. ensata*, *I. humilis*, *I. lactea*, *I. laevigata*, *I. notha*, *I. potaninii*, *I. pseudacorus*, *I. pumila*, *I. ruthenica*, *I. sanguinea*, *I. scariosa*, *I. setosa*, *I. sibirica*, *I. tenuifolia*, *I. tigridia*, *I. uniflora* (Заповедники..., 1951; Жудова, 1967; Заповедники, 1969; Флора..., 1972, 2002; Миняев, Конечная, 1976; Васильченко, 1987; Заповедники..., 1988, 1989; Марина, 1987; Голяков, 1994; Миронова, Павлова, 1999).

В настоящее время мало данных или почти ничего не известно об охране 6 видов рода *Iris*, произрастающих в России: *I. biglumis*, *I. furcata*, *I. klattii*, *I. oxypetala*, *I. potaninii*, *I. ruthenica* subsp. *brevituba*. При существующей большой сети заповедных территорий, к сожалению, не всегда можно выявить встречаемость редких видов в их пределах. Местонахождения многих редких видов часто рассеяны и незначительны по площади, и как бы хорошо ни велась охрана в заповедниках, проблема сохранения редких и исчезающих видов этим способом не всегда решается. Для сохранения видов растений необходимо также введение их в культуру и всестороннее изучение.

## Сохранение видов *Iris* в культуре

Существенную роль в сохранении растительного мира играют ботанические сады и различные питомники. Сочетание этих двух методов (охраны в природе и сохранения редких и исчезающих растений в культуре) гарантирует не только сохранение их как «музейных» представителей, но и позволяет изучить биологию и возможность хозяйственного использования отдельных видов. Освоив агротехнику растений, научившись их размножать, можно восстановить их численность в естественных местообитаниях.

## ТАБЛИЦА 2

Охраняемые виды рода *Iris* в России

| Виды | Встречаются в заповедниках | Внесены в Красные книги | Приводятся в списках охраняемых растений |
|---|---|---|---|
| *Iris acutiloba* |  | + | + |
| *I. aphylla* |  |  | + |
| *I. bloudowii* | Азас, Тигерецкий |  | + |
| *I. ensata* | Лазовский | + | + |
| *I. glaucescens* |  | + |  |
| *I. halophila* |  |  | + |
| *I. humilis* | Азас, Байкало-Ленский, Байкальский, Баргузинский, Сохондинский, Стрижамент, Убсунурский |  | + |
| *I. ivanovae* |  | + |  |
| *I. lactea* | Даурский |  | + |
| *I. loczyi* | Убсунурский | + |  |
| *I. ludwigii* |  | + |  |
| *I. maackii* |  |  | + |
| *I. notha* | Стрижамент | + | + |
| *I. pallasii* |  | + |  |
| *I. pineticola* |  |  | + |
| *I. pontica* |  |  | + |
| *I. potaninii* | Даурский |  |  |
| *I. pseudonotha* |  |  | + |
| *I. pumila* | Галичья Гора, Жигулевский, Астраханский, Хоперский | + | + |
| *I. scariosa* | Астраханский, Хоперский | + | + |
| *I. setosa* | Лазовский, Олекминский |  |  |
| *I. tigridia* | Даурский, Катунский, Сохондинский | + | + |
| *I. timofejewii* |  | + | + |
| *I. uniflora* | Лазовский |  |  |
| *I. ventricosa* |  | + | + |
| *I. vorobievii* |  | + | + |
| *I. laevigata* | Байкальский, Баргузинский, Большехехцирский, Витимский, Зейский, Кедровая Падь, Лазовский, Сохондинский, Сихотэ-Алинский, Хинганский, Олекминский | + | + |
| *I. pseudacorus* | Центрально-лесной государственный, Нижне-свирский, Рдейский |  | + |
| *I. ruthenica* | Азас, Баргузинский, Байкальский, Байкало-Ленский, Катунский, Столбы, Саяно-Шушенский, Тигерецкий, Центральносибирский | + | + |
| *I. sanguinea* | Сохондинский | + | + |
| *I. sibirica* | Висимский, Полистовский | + | + |
| *I. tenuifolia* | Даурский, Хоперский | + |  |

Все виды *Iris* флоры России представляют интерес для интродукции и селекции, практически все выращиваются в садах, большинство из них испытаны с положительными результатами. Вначале введение ирисов в культуру носило коллекционный характер (как и для большинства других растений) и имело целью как знакомство с разнообразием природных форм, так и первичное испытание растений. Позднее при интродукции велось детальное изучение биологии растений. В наше время целенаправленность комплектования коллекции все более и более приобретает природоохранное значение (Головкин, 1981).

В России «касатцы» выращивались еще при царе Алексее Михайловиче в 1673 г. в Измайловском саду, под Москвой (Регель, 1896), и в 1685 г. они росли в верховом саду, устроенном в Кремле при хоромах 13-летнего царя Петра (Верзилин, 1965). Первые же сведения о видах рода *Iris* в каталогах появляются начиная с сада Г. Демидова в Соликамске (Лепехин, 1771), позже у П. Демидова в Москве (Pallas, 1781; Демидов, 1786) и графа А. Разумовского в Горенках (Fischer, 1812). Более 200 лет 5 видов *Iris* (*I. aphylla*, *I. halophila*, *I. pseudacorus*, *I. pumila*, *I. sibirica*), произрастающих в России, показывают устойчивые результаты в интродукции как в нашей стране, так и за рубежом. У этих ирисов высокая семенная продуктивность, они вовлечены в селекцию и широко используются в озеленении городов и поселков.

В Помологическом саду Э. Регеля (Каталоги..., 1876) в С.-Петербурге за 54 года (до 1917 г.) было собрано и испытано в открытом грунте 212 таксонов ирисов (86 видов и 126 разновидностей), в том числе 26 разновидностей *I. pumila*. Этот вид и его культивары до сих пор выращиваются во многих ботанических и частных садах. Более 100—150 лет назад были введены в интродукцию и давали положительные результаты виды *I. bloudovii*, *I. ensata*, *I. humilis*, *I. laevigata*, *I. ruthenica*, *I. setosa*. До сих пор они культивируются во многих садах и питомниках. Тогда же были введены в культуру *I. furcata*, *I. pallasii*, *I. pontica*, *I. tenuifolia*, *I. ventricosa*, но по разным причинам в выращивании их известны значительные перерывы.

Налаживание координации работ и сотрудничества между ботаническими садами позволило осуществить публикацию сведений по всем культивируемым редким и исчезающим видам природной флоры СССР (Редкие..., 1983). Данные по интродукции ирисов в ботанических садах СССР (Растения..., 1961; Интродукция..., 1979), а также статьи отдельных авторов (Кичунов, 1909; Гавриленко, 1959; Родионенко, 1977; Шевченко, 1980, 1986; Миронова, 1982; Лопатина, 1995; Зиновьева, 2000; Рахимова, 2000) позволили нам оценить в целом итоги интродукции ирисов в России (табл. 3). Из 36 видов флоры России очень выносливы в культуре 10 видов: *I. ensata*, *I. halophila*, *I. humilis*, *I. laevigata*, *I. pseudacorus*, *I. pumila*, *I. ruthenica*, *I. sanguinea*, *I. setosa*, *I. sibirica*. Они известны в культуре более 100—150 лет, выращивались с хорошими показателями во многих садах различных регионов. В культуре не изучены 4 вида: по одному виду — *I. pineticola* — сведения по введению в культуру не найдены, а 2 вида — *I. loczyi* и *I. vorobievii* — при интродукции недостаточно изучены, так как имеются трудности при их выращивании. Недостаточно изучен в культуре и *I. ivanovae*. Этот вид, описанный В. Доронькиным в 1987 г., выращивался только в Читинском ботаническом саду (данные посадочного журнала — куратор Г. Зиновьева), где с 2000 г. цветет и плодоносит. Почти не привлекались в сады и мало изучены *I. acutiloba*, *I. glaucescens*, *I. ludwigii*, *I. pallasii*, *I. pontica*, *I. potaninii*, *I. scariosa*, *I. tigridia*, *I. timofejewii*. Каждый из них испытывался в 1—2 ботанических садах, но результаты весьма противоречивы, а растения некоторых из этих видов быстро выпадали. Все остальные виды выносливы в культуре, но широко не испытывались.

## Необходимые меры охраны

Сравнивая данные по реальной охране видов рода *Iris* в заповедниках и предложения по охране видов рода, помещенных в различные списки охраняемых растений, а также оценивая состояние популяций каждого вида в пределах России с результатами интродукции видов в разных ботанических садах, мы можем значительно уточнить и необходимые меры охраны каждого из видов рода в России.

Виды, безусловно заслуживающие первоочередной охраны вследствие их особой ценности, находящиеся под непосредственной угрозой исчезновения из состава флоры России (или всего мира), — *I. acutiloba*, *I. klattii*, *I. timofejewii*, *I. vorobievii*. Все 4 вида не охраняются ни в одном заповеднике (хотя они кроме *I. klattii* включены в

## ТАБЛИЦА 3

Результаты интродукции ирисов в ботанических садах России

| Виды | Продолжительность культивирования (в годах) | Города | Наличие плодоношения | Участие в селекции |
|---|---|---|---|---|
| Виды, очень выносливые в культуре | | | | |
| *I. ensata* | 120 | Б, В, М, Н, С, СПб, Ч | + | + |
| *I. halophila* | 220 | Б, М, Н, СПб, У, Ч | + | |
| *I. humilis* | 190 | Б, М, Н, СПб, Ч | + | + |
| *I. laevigata* | 150 | Б, В, М, Н, СПб, Ч | + | + |
| *I. pseudacorus* | 220 | Б, М, Н, С, СПб, У, Ч | + | + |
| *I. pumila* | 220 | М, С, СПб, У, Ч | + | + |
| *I. ruthenica* | 130 | Б, М, С, СПб, Ч | + | + |
| *I. sanguinea* | 60 | В, Н, С, СПб, У, Ч | + | + |
| *I. setosa* | 150 | Б, Н, С, СПб, У, Ч | + | + |
| *I. sibirica* | 220 | Б, Н, С, СПб, Ч | + | + |
| Виды, выносливые в культуре | | | | |
| *I. aphylla* | 190 | М, СПб, Ч | + | + |
| *I. biglumis* | 160 | СПб, Ч | + | |
| *I. bloudowii* | 150 | М, Н, СПб | + | + |
| *I. furcata* | 180 | М, С, СПб | + | |
| *I. klattii* | 50 | М, С, СПб | + | |
| *I. lactea* | 30 | СПб, Ч | + | + |
| *I. maackii* | 20 | СПб | + | |
| *I. notha* | 160 | С, СПб | + | |
| *I. oxipetala* | 120 | В, М, СПб | + | |
| *I. pseudonotha* | 25 | С, СПб | + | |
| *I. ruthenica* subsp. *brevituba* | 120 | М, СПб | + | |
| *I. tenuifolia* | 190 | М, СПб, Ч | | |
| *I. uniflora* | 50 | М, СПб, Ч | + | + |
| *I. ventricosa* | 220 | М, Ч | + | |
| Виды, неустойчивые в культуре | | | | |
| *I. acutiloba* | 120 | СПб | | + |
| *I. glaucescens* | 20 | Б, Н | | |
| *I. ludwigii* | 30 | Б, СПб | | |
| *I. pallasii* | 190 | Ч | + | |
| *I. pontica* | 120 | М, С, СПб | | |
| *I. potaninii* | 10 | Б, Ч | | + |
| *I. scariosa* | 150 | М, СПб | | + |
| *I. tigridia* | 150 | Б, Н, Ч | | + |
| *I. timofejewii* | 40 | СПб | | + |

Примечание. Места культивирования видов рода *Iris* в коллекциях ботанических садов в городах: Б — Барнаул, В — Владивосток, М — Москва, Н — Новосибирск, СПб — Санкт-Петербург, С — Ставрополь, У — Уфа, Ч — Чита.

Красную книгу РСФСР). 2 вида — *I. acutiloba* и *I. timofejewii* — оказались трудными для культуры, а *I. vorobievii* пока недостаточно изучен в интродукции. И лишь *I. klattii* в культуре устойчив. Следовательно, во-первых, необходимо подобрать для всех этих видов приемлемую форму охраны в природных местообитаниях путем организации «микрозаповедников» — ботанических заказников или охраняемых памятников природы в соответствующих субъектах Российской Федерации. Во-вторых, для 2 видов, неустойчивых в культуре (*I. acutiloba* и *I. timofejewii*), следует продолжать испытания исключительно посевом семян (а не переносом растений из природы в культуру), для *I. klattii* следует организовать 2—3 питомника в культуре в наиболее подходящих условиях — для ускоренного размножения, для *I. vorobievii* — провести испытания в культуре. Но, кроме того, для 2 неустойчивых видов следует попробовать размножение *in vitro*.

Виды, также обладающие особой ценностью вследствие их узкого распространения и низкой численности особей, — *I. biglumis*, *I. furcata*, *I. ivanovae*, *I. ludwigii*, *I. maackii*, *I. oxypetala*, *I. scariosa*, *I. tigridia*. Эти виды большей частью тоже не охраняются в заповедниках. Охраняются лишь *I. scariosa* (Астраханский и Хоперский заповедники) и *I. tigridia* (Даурский, Катунский и Сохондинский заповедники). Следовательно, для всех остальных видов также необходимы приемлемые формы охраны в природных местообитаниях. Заметим, что из названных видов *I. maackii* недостаточно изучен в систематическом отношении. Бóльшая часть этих видов устойчиво культивируется и за пределами их ареала, поэтому следует создавать в ботанических садах их культурные популяции и получать семенной материал для дальнейшего распространения растений в культуре. Но неустойчивы в культуре *I. scariosa* и *I. tigridia*, и поэтому следует продолжать попытки разведения их семенами. Особенно важно организовать продолжение испытаний в культуре (только посевом семян) *I. ludwigii*, очень редкого вида флоры России и Восточного Казахстана, и вводить в культуру *I. ivanovae* как живыми растениями, так и посевом семян.

Виды, представляющие ценность вследствие ограниченного распространения в пределах России, — *I. aphylla*, *I. glaucescens*, *I. loczyi*, *I. notha*, *I. pallasii*, *I. pineticola*, *I. pontica*, *I. pseudonotha*, *I. ruthenica* subsp. *brevituba*, *I. uniflora*, *I. ventricosa*. Только 3 из них охраняются в заповедниках: *I. loczyi* (Убсунурский заповедник), *I. notha* (Стрижамент) и *I. uniflora* (Лазовский заповедник). 2 первых вида и еще 3 — *I. glaucescens*, *I. pallasii* и *I. ventricosa* — включены в различные региональные Красные книги. На наш взгляд, в первую очередь необходим контроль за состоянием популяций всех видов этой категории. Бóльшая часть видов в культуре устойчива, но не использовалась в селекционных работах, за исключением *I. aphylla* и *I. uniflora*. Виды *I. loczyi* и *I. pineticola*, которые не изучены в культуре, и виды, показывающие неустойчивые результаты (*I. glaucescens*, *I. pallasii* и *I. pontica*), следует продолжать культивировать в различных ботанических садах путем посева семян. Что же касается кавказского эндемика *I. pseudonotha*, то весьма необходимо создание охраняемых памятников природы в Ставропольском крае. Этот вид показывал устойчивые результаты культивирования с высокой семенной продуктивностью не только в ботаническом саду г. Ставрополя, но и в С.-Петербурге, поэтому желательно продолжить испытание (посевом семян) и в других регионах.

Виды, численность которых сокращается в пределах всего (часто достаточно обширного) ареала вследствие хозяйственной деятельности человека: *I. ensata*, *I. halophila*, *I. lactea*, *I. potaninii*, *I. pumila*, *I. setosa*. Все они, кроме *I. halophila*, охраняются в заповедниках, а 2 — *I. ensata* и *I. pumila* — включены в Красную книгу РСФСР. Бóльшая часть этих видов очень вынослива в культуре и за пределами их естественных ареалов, во многих ботанических садах уже существуют культурные популяции. Следует использовать богатый семенной материал для более широкого распространения видов в культуре. Важно продолжить изучение и разведение семенами *I. potaninii*, так как в культуре он показывает неустойчивые результаты. Следует увеличить число культурных популяций двух исключительно декоративных видов — *I. ensata* и *I. setosa*, которые пользуются большим спросом у селекционеров за рубежом.

Виды, ценные тем, что они широко распространены, хорошо и в течение длительного времени изучены в культуре, но уязвимы по ряду биологических и экологических свойств — *I. bloudowii*, *I. humilis*, *I. laevigata*, *I. pseudacorus*, *I. ruthenica*, *I. sanguinea*, *I. sibirica*, *I. tenuifolia*. Все они охраняются в заповедниках. 5 видов включены в региональные Красные книги. Все виды выносливы в культуре, показывая устойчивые результаты и за пределами своих естественных ареалов, и, кроме *I. halophila* и *I. tenuifo-*

*lia*, широко используются в селекции как в нашей стране, так и за рубежом. Обилие особей в части популяций видов значительно сокращается, поэтому важно проконтролировать их состояние в природе у всех видов этой категории и обеспечить охрану отдельных популяций для расширения селекционных работ.

В число отдельных охраняемых популяций видов этой группы должны войти популяции на границах ареала (наиболее северные и для некоторых видов наиболее южные и восточные), но главное те популяции, где тот или иной вид дает наибольший размах изменчивости по таким признакам, как цветовая гамма окраски цветков, количество цветков и цветоносных побегов, ширина листьев, наличие покраснения стеблей и листьев и т. д. Широко распространенные виды рода, которые на территории России освоили более разнообразные типы местообитаний, чем в других странах (например, *I. laevigata*, *I. pseudacorus*, *I. ruthenica*, *I. sanguinea*, *I. sibirica*), должны разводиться не только в ботанических садах, где количественно трудно обеспечить существование крупной устойчивой популяции, но и в специальных питомниках.

Поскольку все виды флоры России представляют интерес для интродукции и селекции, а большинство из них испытаны в культуре с положительными результатами, можно сделать вывод, что опасение вызывают только те виды, которые уязвимы в природе и показывают неустойчивые результаты в культуре. Для их сохранения прежде всего необходимо создание следующих форм охраны.

1. Выделение участков под заповедные территории для следующих редких и слабо изученных в интродукции видов, нуждающихся в охране, в первую очередь в природных местообитаниях, с последующим введением в культуру: *I. acutiloba*, *I. ivanovae*, *I. ludwigii*, *I. timofejewii*, *I. vorobievii*.
2. Установление периодического контроля за состоянием популяций большинства видов в природе, а также сбор более полной информации о растениях, встречающихся на заповедных территориях.
3. Проведение интродукционных испытаний с использованием в селекции дикорастущих видов ириса в связи с широким спросом на декоративные виды со стороны зарубежных селекционеров.
4. Введение в культуру слабо изученных видов *I. acutiloba*, *I. ivanovae*, *I. loczyi*, *I. ludwigii*, *I. potaninii*, *I. pontica*, *I. ruthenica*, *I. ruthenica* subsp. *brevituba*, *I. timofejewii*, *I. uniflora*, *I. vorobievii*, а также пропагандирование использования в селекции видов, представляющих особый интерес для создания различных форм. Этими видами являются: *I. tigridia*, обладающий приятным ароматом и пятнистым цветком; *I. tenuifolia*, который интересен для выведения форм, устойчивых к крайне засушливым условиям; *I. lactea* — для получения форм, стойких к засолению, и *I. glaucescens* — для создания как засухо-, так и солеустойчивых форм ирисов.
5. Расширение селекционной работы с *I. bloudowii*, *I. ensata*, *I. humilis*, *I. laevigata*, *I. pumila*, *I. ruthenica*, *I. sanguinea*. Все они представляют интерес для создания холодостойких сортов.

## Благодарности

Считаю необходимым особо поблагодарить за устные сведения по интродукционным испытаниям видов *Iris*, а также за помощь в полевых работах Г. Н. Зиновьеву (Забайкальский ботанический сад, г. Чита), Л. Н. Миронову (Ботанический сад-институт УНЦ РАН, г. Владивосток), Шевченко Г. Т. (Ставропольский ботанический сад научно-производственного объединения «Нива Ставрополья»), а также Р. В. Камелина за неоценимую помощь в подготовке этой статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Белоусова Л. С.*, *Денисова Л. В.* Редкие растения СССР. М., 1979. 215 с.

*Биология* растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1985. 156 с.

*Благовещенский Б. В.*, *Шустов В. С.* Редкие и исчезающие растения Ульяновской области. Саратов, 1989. 96 с.

*Васильченко З. А.* Редкие растения Сохондинского заповедника // Сб. науч. тр. Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 46—57.

*Верзилин Н. М.* Сады и парки мира. Л., 1965. 575 с.

*Гавриленко Б. Д.* Ирисы Кавказа секции *Oncocyclus* и перспективы их использования в культуре // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 6. Л., 1959. Вып. 7. С. 462—464.

*Головкин Б. Н.* История интродукции растений в Ботанических садах. М., 1981. 124 с.

*Голяков П. В.* Сосудистые растения Олекминского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1994. 33 с.

*Грубов В. И.* Критические заметки по таксономии и номенклатуре некоторых видов рода *Iris* L. флоры СССР // Новости сист. высш. раст. Л., 1970. Т. 6. С. 29—37.

*Горчаковский П. Л., Шурова Е. А.* Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

*Демидов П. А.* Каталог растений, по алфавиту собранных из четырех частей света, с показанием ботанических характеров, находящимся в Москве в саду действительного статского советника Прокофья Демидова в Москве. М., 1786. 469 с.

*Жудова П. П.* Труды Сихотэ-Алинского государственного заповедника. Владивосток, 1967. Вып. 4. 306 с.

*Заповедники* европейской части РСФСР. Ч. 1. М., 1988. 287 с.; Ч. 2. М., 1989. 303 с.

*Заповедники* СССР. М., 1951. Т. 1. 455 с.; Т. 2. 388 с.

*Заповедники* Советского Союза. М., 1969. 552 с.

*Зиновьева Г. Н.* Интродукция рода ирис в Забайкалье // Матер. междунар. конф. Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Чита, 2000. С. 186—189.

*Иванов А. Л.* Редкие и исчезающие растения Ставрополя. Ставрополь, 1995. 179 с.

*Интродукция* растений природной флоры СССР. Справочник. М., 1979. 431 с.

*Каталоги* растений, находящихся в Помологическом саду д-ра Регеля. СПб., 1873—1917.

*Кичунов Н. И.* Красивоцветущие грунтовые растения луковичные и некоторые многолетники. СПб., 1909. 76 с.

*Красная* книга Алтайского края. Барнаул, 1998. 305 с.

*Красная* книга Архангельской области. Архангельск, 1995. 330 с.

*Красная* книга Республики Бурятия. Новосибирск, 2002. 340 с.

*Красная* книга. Редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской области, Волгоград, 1992. 143 с.

*Красная* книга Республики Коми. М., 1998. 528 с.

*Красная* книга Республики Тыва. 2002.

*Красная* книга Среднего Урала. Екатеринбург, 1996. 278 с.

*Красная* книга Якутской АССР. Новосибирск, 1987. 248 с.

*Красная* книга: дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1975. 204 с.

*Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1978. 460 с.

*Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1985. 479 с.

*Красная* книга РСФСР. М., 1988. 390 с.

*Красная* книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Растения. Чита, 2002. 278 с.

*Лепехин И.* Дневные записки путешествия Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства в 1771. СПб., 1780. 376 с.

*Лопатина С. Е.* Краткие итоги интродукции дикорастущих ирисов Сибири в ЮСБС // Флора и растительность Алтая. Тр. Южно-Сибирского ботанического сада. Барнаул, 1995. С. 137—140.

*Марина Л. В.* Сосудистые растения Висимского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. М., 1987. 43 с.

*Миняев Н. А., Конечная Г. Ю.* Флора центрально-лесного государственного заповедника. Л., 1976. 104 с.

*Миронова Л. Н.* Ирисы Приморского края (Распространение, антэкология, развитие в культуре, перспективы использования и задачи охраны генофонда): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1982. 27 с.

*Миронова Л. Н., Павлова Н. С.* Состояние и охрана ирисовых (*Iridaceae*) во флоре российского Дальнего Востока // IV Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток, 1999. С. 117—118.

*Охраняемые* растения Саратовской области. Саратов, 1979. 120 с.

*Пешкова Г. А.* О некоторых видах рода *Iris* L. из Средней Сибири // Новости сист. высш. раст. Л., 1975. Т. 12. С. 135—140.

*Растения* природной флоры СССР. Краткие итоги интродукции в Главном Ботаническом саду АН СССР. М., 1961. 359 с.

*Рахимова А. Ф.* Интродукция и селекция ирисов в лесостепной зоне Южного Урала // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 16 с.

*Регель А. Э.* Изящное садоводство и художественные сады. Историко-дидактический очерк. СПб., 1896. 448 с.

*Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1981. 263 с.

*Редкие* и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М., 1983. 302 с.

*Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.

*Редкие* и охраняемые растения Вологодской области. Вологда, 1991. 48 с.

*Родионенко Г. И.* Род Ирис. М.; Л., 1961. 215 с.

*Родионенко Г. И. Iridaceae* Juss. — Ирисовые или Касатиковые // Декоративные травянистые растения. Л., 1977. Т. 1. С. 158—311.

*Родионенко Г. И.* Ирисы. СПб., 2002. 189 с.

*Скворцов В. Э.* Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России. Региональные списки редких и охраняемых видов. М., 2000. 587 с.

*Сохраним* для потомков. Об охране растительного и животного мира Ставропольского края. Ставрополь, 1984. 239 с.

*Сохраним* навечно. Дикорастущие виды растений Донского бассейна, требующие охраны. Ростов-на-Дону, 1981. 92 с.

*Флора* и растительность заповедника «Кедровая Падь». Владивосток, 1972. 306 с.

*Флора* и фауна заповедников. Сосудистые растения заповедника «Большехехцирский». М., 2002. 131 с.

*Харкевич С. С.*, *Качура Н. Н.* Редкие виды растений Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 231 с.

*Шевченко Г. Т.* Редкие и эндемичные виды Ириса Предкавказья // Сб. тр. Охрана и рациональное использование растительного мира Ставропольского края. Ставрополь, 1990. С. 195.

*Шевченко Г. Т.* Виды секции *Iris* рода *Iris* L. европейской части СССР и Предкавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 22 с.

*Шевченко Г. Т.* Опыт интродукции рода Ирис в Центральном Предкавказье // Итоги интродукции растений. Ростов, 1986. С. 127—130.

*Fischer F.* Catalogue du Jardin des plantes de son excellence monsieur le comte Alexis de Razumoffsky Gorenki. M., 1812. 76 c.

*Mathew B.* The *Iris*. London, 1981. 202 p.

*Pallas P. S.* Enumeratio plantarum quae in Horto vivi illustris atque excell D Procopii A. Demidof. Petropoli, 1781. P. 8.

*Zhao Yutang*, *Nolti H. J.*, *Mathew B. Iridaceae*. Flora of China. St. Luis (Missuri), Beijing, 2000. Vol. 24. P. 297—313.

## SUMMARY

36 species and 1 subspecies of *Iris* occurring in Russia are characterized. Their conservation both in nature and under cultivation is analysed. Measures and ways of conservation are proposed for a number of rare species, with account of peculiarities of their distribution and results of introduction into cultivation.

# ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© О. Г. Баранова

## ВИКТОР ВАСИЛЬЕВИЧ ТУГАНАЕВ (К 40-ЛЕТИЮ НАУЧНОЙ, ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ И ОБЩЕСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ)

O. G. BARANOVA. VIKTOR VASILIEVICH TUGANAEV (ON 40 YEARS OF HIS SCIENTIFIC, PEDAGOGICAL AND SOCIAL ACTIVITY)

Удмуртский государственный университет
426034 Ижевск, ул. Университетская, 1
E-mail: ob@uni.udm.ru
Поступила 22.04.2003

В 2003 г. исполняется 40 лет активной трудовой деятельности Виктора Васильевича Туганаева, профессора Удмуртского государственного университета (г. Ижевск), который хорошо известен среди геоботаников, этнографов и археологов как специалист в области агрофитоценологии, луговедения, экологии, этноботаники, общей биологии и истории сельского хозяйства. В Удмуртской Республике (УР) его знают как организатора различных проектов в народном образовании, лесном хозяйстве, природоохранной деятельности, как популяризатора ботанических и экологических знаний. Виктор Васильевич — заслуженный деятель науки Удмуртской АССР (ныне Удмуртской Республики) (1980) и Российской Федерации (1993), лауреат Государственной премии УР (1993, 2001) и правительства УР (1999), Отличник высшей школы. В 2002 г. награжден медалью «За вклад в наследие народов России».

В. В. Туганаев родился 28 февраля 1941 г. в с. Алнаши Алнашского р-на Удмуртской АССР в удмуртской крестьянской семье. В 1958 г. он окончил Алнашскую среднюю школу, в 1963 г. — Удмуртский государственный педагогический институт. Еще в школьные годы он начал увлекаться растениями и стал собирать гербарий, а в студенческие годы им были сделаны новые для территории Удмуртии флористические находки. Студентом В. В. Туганаевым была создана оригинальная классификация ареалов растений, впоследствии опубликованная в аспирантском сборнике научных трудов Казанского государственного университета (КГУ).

В 1963 г. он начал работать ассистентом в Удмуртском пединституте и в своей профессиональной деятельности прошел все основ-

Виктор Васильевич Туганаев на XI Делегатском съезде Русского ботанического общества (21 августа 2003 г., Барнаул).

Фото К. Г. Ткаченко.

ные вузовские ступени до проректора Удмуртского госуниверситета, от доцента, декана и заведующего кафедрой. В 27 лет он стал кандидатом наук, а в 37 — доктором наук. В свое время он был в Удмуртии самым молодым доктором наук.

В 1964 г. В. В. поступил в аспирантуру Казанского университета и начал выполнять исследования под руководством известного ученого, профессора М. В. Маркова. Кандидатская диссертация В. В. была посвящена исследованию закономерностей флоры и луговой растительности пойм рек Удмуртии. В диссертации впервые в отечественной науке на основе количественных характеристик была показана ботанико-географическая специфика флор пойм крупных, малых и средних рек. И в дальнейшем В. В. Туганаев не отошел от «луговой» тематики. В течение многих лет возглавляемая им кафедра ботаники и экологии растений проводила хоздоговорные исследования по инвентаризации кормовых угодий Удмуртии.

С 1967 г. В. В. Туганаев начал осваивать новую для себя научную тематику по изучению агрофитоценозов. Сборы материала проводились ежегодно организуемыми экспедициями, маршруты которых покрыли густой сетью территории Татарии, Удмуртии, частично Кировской обл. и Башкирии. Изучение современного состояния агроценозов В. В. Туганаев тесно увязывал с историей материальной культуры местного населения, поэтому особое внимание он уделял анализу зерновых материалов из археологических памятников. Результаты агрогеоботанических исследований были обобщены в докторской диссертации, многочисленных статьях и монографии. В этих работах он делает ряд интересных выводов, в частности по истории древнего земледелия, начиная с эпохи бронзы (2500—3000 лет тому назад), в Среднем Поволжье и Среднем Предуралье. Много внимания в работах В. В. Туганаева уделено истории земледелия в XVI—XIX вв. и первых десятилетиях XX в., а также проблемам современного сельского хозяйства.

Результаты агрофитоценологических исследований В. В. Туганаева находят применение как в научных трудах и учебных руководствах по ботанической географии, геоботанике, истории и этнографии, так и в теории и практике сельского хозяйства. В геоботанике и ботанической географии — в разделах, освещающих структуру, состав, классификацию, районирование, генезис, динамику растительных сообществ; в истории — при освещении сельского хозяйства в прошлом; в этнографии — в разделе «Сельскохозяйственный быт народов Предуралья и Среднего Поволжья»; в сельскохозяйственной науке и практике способствуют укреплению геоботанических и экологических позиций среди растениеводов и агрономов. В исследованиях В. В. Туганаева разносторонне освещаются вопросы истории культурных и сорных растений и засоренности полей; установленный им состав ведущих засорителей, карты распространения каждого из них и количественная характеристика пахотных почв позволяют правильно планировать мероприятия по снижению засоренности.

Нельзя не сказать о деятельности В. В. Туганаева в популяризации научных знаний и о его работе по организации и проведению научных конференций и совещаний, а также изданию тематических сборников.

В. В. Туганаев — автор многих научных, научно-популярных и популярных работ (более 280), в том числе книг для детей дошкольного и школьного возраста и для широкого круга читателей. По его инициативе в 1992 г. создан учебный видеофильм «Растительный мир Удмуртии». При его активном участии как организатора, научного или главного редактора за последние годы вышло немало интересных книг о природе и населении Удмуртии. Это и «Природа Ижевска и его окрестностей», «Родники Ижевска», «Леса Удмуртии», «Красная книга Удмуртской Республики», «Удмуртская Республика: Энциклопедия», «Ижевский пруд» и др. В настоящее время он увлечен созданием энциклопедии «Ижевск и ижевчане». В. В. Туганаев был инициатором 9 совещаний и конференций различных уровней по агрофитоценологии, экологии, флористике.

Есть еще у В. В. Туганаева научное «хобби», которым он в последние годы стал заниматься весьма серьезно и уделять достаточно много внимания. Это увлечение связано с исследованиями фундаментальных проблем происхождения и эволюции жизни, в том числе растений.

В. В. Туганаев известен не только как ученый, но и как прекрасный педагог и лектор. Лекции, читаемые им в Удмуртском университете по ботанике, географии растений, фитоценологии, экологии растений, интересны глубиной вскрываемых проблем, живостью подачи и легкостью восприятия. Им подготовлено большое количество студентов-дипломников и 7 кандидатов наук.

В. В. Туганаев ведет большую общественную работу как председатель научно-технического Совета при Комитете по охране окружающей среды УР и научно-технического Совета при Управлении лесного хозяйства УР, как председатель Совета по защите кандидатских диссертаций (по специальности 03.00.16 — «Экология», УдГУ). Он является членом Президиума Головного Совета по биологии при Министерстве образования РФ, 3 срока состоял депутатом Ижевского городского Совета народных депутатов.

В. В. Туганаев полон сил и творческих замыслов. Пожелаем ему дальнейших успехов в его плодотворной деятельности и здоровья!

## Основные труды В. В. Туганаева [1]

**1964.** О некоторых редких и новых для флоры Удмуртии растениях // Бот. журн. Т. 49. № 12. С. 1797—1798. (Совместно с Т. П. Ефимовой).

**1966.** Опыт ботанико-географического анализа флоры Удмуртской АССР // Науч. аспирант. конф. по геолого-минералог., географ. и биолого-почвенным наукам. Казань. С. 82—86.

**1968.** Краткий обзор пойменных лугов Удмуртии // Сб. кратких сообщений: Ботаника и почвоведение. Вып. 1. Казань. С. 8—12.

**1970.** Изменение состава наиболее распространенных компонентов агрофитоценозов за последние 40—50 лет // Бот. журн. Т. 55. № 12. С. 1820—1823.

К характеристике сорно-полевой флоры предкамских и восточных районов Татарии // Вопросы агрофитоценологии. Казань. С. 146—153.

**1972.** Видовой состав и распространение семян сорных растений в почвах агрофитоценозов Татарской АССР // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 11. С. 72—75. (Совместно с А. С. Казанцевой).

Материалы по истории сорных и культурных растений Среднего Поволжья // Бот. журн. Т. 57. № 5. С. 505—508.

**1973.** Состав культурных и сорных растений в археологических материалах городища Ош Пандо близ с. Сайнино Мордовской АССР (VI—IX вв. н. э.) // Бот. журн. Т. 58. № 4. С. 581—582.

**1974.** Материалы по распространению плодов и семян сорных растений // Вопросы семенного размножения. Ульяновск. С. 90—100.

**1975.** Ботанические материалы из городища Биляр (XI—начало XIII в. н. э.), Татарская АССР // Бот. журн. Т. 60. № 7. С. 976—978. (Совместно с В. И. Фроловой).

К истории культурных и сорных растений Среднего Поволжья и Прикамья // Тез. докл. XII Межд. бот. конгр. Т. 2. Л. С. 532.

**1976.** Динамика растительности на засоренных пахотных угодьях южной части Вятско-Камского бассейна (Удмуртия) // Бот. журн. Т. 61. № 9. С. 1265—1272. (Совместно с Т. А. Пестеревой).

Об агрофитоценотипах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. № 4. С. 124—133.

Состав и характеристика культурных и сорных растений билярских полей // Исследование великого города. М. С. 240—245.

**1977.** Анализ сегетальной флоры Волжско-Камского края // Культурная и сорная растительность Удмуртии: Межвуз. сб. Ижевск. С. 32—53.

---

[1] Полный список трудов В. В. Туганаева приведен в работе «Туганаев Виктор Васильевич. К 60-летию со дня рождения: Библ. указ.» (2001).

История культурных, сорных растений и земледелия в Волжско-Камском крае // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 82. № 4. С. 125—133.

Краткий очерк сорной растительности картофельных огородов юга Вятско-Камского края (Удм. АССР) // Бот. журн. Т. 62. № 4. С. 559—563. (Совместно с В. А. Тычининым).

Флоро-геоботанические закономерности и история агрофитоценозов Волжско-Камского края: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / ЛГУ им. А. А. Жданова. Л. 41 с.

**1978.** Ботанические материалы из средневековых городищ Закамья Татарии (XII—XIV вв. н. э.) // Бот. журн. Т. 63. № 7. С. 1035—1037. (Совместно с В. И. Барановым).

Классификация сегетальных сорняков по отношению к современной земледельческой культуре // Экология. № 3. С. 87—88.

Растения-иммигранты Удмуртии (исследования 1974—1977 гг.) // Бот. журн. Т. 63. № 10. С. 1510—1513. (Совместно с Т. П. Ефимовой и В. А. Тычининым).

**1979.** Возделываемые культуры и их засорители в районе средневекового городища булгар (Татарская АССР) // Бот. журн. Т. 64. № 9. С. 1327—1332. (Совместно с Т. П. Ефимовой).

Состояние агрофитоценозов современного земледелия Волжско-Камского края (1967—1977 гг.) // Бот. журн. Т. 64. № 12. С. 1807—1815.

**1980.** Редкие растения Удмуртии // Растительный мир Удмуртии. Ижевск. С. 8—30. (Совместно с Т. П. Ефимовой и В. В. Сентемовым).

Фитоценотический состав растительности полевых местообитаний Волжско-Камского края // Проблемы агрогеоботаники: Межвуз. сб. Ижевск. С. 107—120.

**1981.** Многовековая динамика агроценозов Вятско-Камского края // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М. С. 42—52.

Палеоагроэтноботанические исследования в бассейне р. Чепцы Удмуртской АССР (X—XIV вв. н. э.) // Бот. журн. Т. 66. № 4. С. 561—564. (Совместно с Т. П. Ефимовой).

**1982.** Возделываемые культуры и их засорители на полях северных удмуртов в IX—XII вв. н. э. // Средневековые памятники бассейна р. Чепцы. Ижевск. С. 104—110. (Совместно с Т. П. Ефимовой).

О некоторых спорных вопросах агрофитоценологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87. Вып. 1. С. 82—97. (Совместно с Б. М. Миркиным).

Опыт статистического анализа эдафических и ценотических факторов засорения посевов многолетних трав // Статистический анализ и математическое моделирование фитоценологических систем. Уфа. С. 110—116. (Совместно с Л. М. Абрамовой).

**1983.** О сущности некоторых понятий в агрофитоценологии // Матер. III Всесоюз. совещ. по пробл. агрофитоценологии и агробиогеоценологии. Ижевск. С. 42—45.

Парадигма современной геоботаники и теория агрофитоценологии // Там же. Ижевск. С. 38—42. (Совместно с Б. М. Миркиным).

**1984.** Агрофитоценозы современного земледелия и их история. М. 87 с.

Обзор луговой растительности Удмуртии // Рациональное использование и охрана лугов Урала. Пермь. С. 25—36. (Совместно с В. А. Тычининым).

**1985.** Агроэтноботанические материалы из Верх-Саинского городища Пермской области (VI—IX вв. н. э.) // Новые источники по древней истории Приуралья. Устинов. С. 27—30. (Совместно с Т. П. Ефимовой).

Состав и структура агрофитоценозов Средней Камы в конце 1-го и начале 2-го тысячелетия н. э. // Бот. журн. Т. 70. № 1. С. 63—67. (Совместно с Т. Б. Киреевой).

**1986.** Бассейн р. Чепцы в пределах Удмуртии // Классификация растительности СССР с использованием флористических критериев. М. С. 146—158. (Совместно с Т. Б. Киреевой).

Материалы к классификации луговой растительности европейской части СССР. IV. Флористическая классификация лугов пойм рек Удмуртии / Ред. журн. «Биол. науки». М. 67 с. — Деп. в ВИНИТИ 09.09.86, № 7102-В86. (Совместно с Р. М. Хазиахметовым и Б. М. Миркиным).

О симбиоценогенезе // Ботанические исследования на Урале. Свердловск. С. 107.

Флористическая классификация растительности пойм рек Удмуртии // Синтаксономия и динамика антропогенной растительности. Уфа. С. 66—76. (Совместно с Р. М. Хазиахметовым).

Ценология и история агрофитоценозов пшеницы обыкновенной // Биоценоз пшеничного поля. М. С. 12—17. (Совместно с Т. Б. Киреевой).

Charakteristik der Agroökosystemen der Wolga—Kama Region in Mittelalter (7—15 Jahrhundert) // Intern. Simp. Einfassung und Bewerund anthropogener Vegetationsveranderungen. Halle (Saale). S. 21—24.

**1987.** Засоренность и сорняки пахотных угодий Удмуртии // Изучение ресурсного потенциала Удмуртии: Межвуз. сб. науч. тр. Ижевск. С. 106—118. (Совместно с Т. Б. Киреевой и Л. Р. Семеновой).

К познанию состава возделываемых культур Волжско-Камского региона в средневековье (IX—XV вв. н. э.) // Региональные флористические исследования: Межвуз. сб. Л. С. 57—70. (Совместно с Т. П. Ефимовой).

**1988.** Гемерофиты Волжско-Камского междуречья. Свердловск. 128 с. (Совместно с А. Н. Пузыревым).

Редкие и исчезающие виды растений и животных Удмуртии / Ред. В. В. Туганаев (отв. ред.) и др. Ижевск. 144 с.

Эволюция состава и структуры агрофитоценозов // Растительный покров антропогенных местообитаний: Сб. науч. тр. Ижевск. С. 5—11.

Charakteristik der Agrophytozonosen der Wolga—Kama Region in Mittelalter (10—15 Jahrhundert) // Flora. Bd 180. S. 77—82.

**1991.** Агрофитоценотические исследования в СССР // Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности. Ижевск. С. 141—149. (Совместно с Л. Р. Семеновой).

Агроэкосистемы и этногенетические процессы в Волжско-Камском регионе // Вестн. Удм. ун-та. №.1. С. 28—32.

**1992.** Конспект флоры Удмуртии. Ижевск. 141 с. (Совместно с О. Г. Барановой, Н. Г. Ильминских, А. Н. Пузыревым).

Флороценотические особенности растительного покрова пахотных земель южной Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. № 3. С. 66—76. (Совместно с Л. Р. Семеновой).

**1993.** Антропогенный фактор в истории ландшафтов Волжско-Камского Предуралья // Историческое познание: традиции и новации. Ч. 2. Ижевск. С. 144—146.

Зеленые спутники человека. Ижевск. 192 с. (Совместно с О. Г. Барановой).

Лекарственные растения при лечении сердечно-сосудистых заболеваний. Ижевск. 104 с. (Совместно с О. Г. Барановой, В. В. Трусовым, Л. В. Голубевой).

Местная флора и растительность. Экскурсии в природу // Руководство к познанию природы и населения Удмуртии: Учебн.-метод. матер. Ижевск. С. 55—82. (Совместно с О. Г. Барановой).

**1994.** Итоги изучения флоры и растительности окрестностей г. Камбарки // Вестн. Удм. ун-та. Спец. вып. С. 122—142. (Совместно с О. Г. Барановой, А. Н. Пузыревым, В. А. Тычининым).

**1995.** Изменение растительного покрова Вятско-Камского Предуралья за последнее 2-е тысячелетие // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск. С. 64—66.

Очерк растительного покрова окрестностей городища Иднакар // Материалы исследований городища Иднакар IX—XIII вв.: Сб. ст. Ижевск. С. 167—187. (Совместно с О. Г. Барановой и Н. Г. Ильминских).

**1997.** К проблеме геологической истории растительного мира // Матер. к Всерос. совещ. завед. каф. ботаники ун-тов и педагог. ун-тов в России. Барнаул. С. 68—70.

Леса Удмуртии: Сб. ст. / Гиряев Д. И., Баранова О. Г., Буераков Н. Я. и др. Под ред. В. В. Туганаева. Ижевск. 292 с.

**1998.** Агрогеоботанические аспекты истории земледелия // Тез. докл. II (X) съезда Рус. бот. об-ва. Т. 1. СПб. С. 315—316.

**1999.** Координаты жизни (лекции и материалы по проблемам естествознания и экологии). Ижевск. 132 с.

**2000.** Удмуртская Республика: Энциклопедия / Гл. ред. В. В. Туганаев. Ижевск. 800 с.

**2001.** Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники и грибы / Под ред. В. В. Туганаева. Ижевск. 290 с.

Городище Иднакар (IX—XIII вв. н. э.): агроэкологический обзор. Ижевск. 63 с. (Совместно с А. В. Туганаевым).

**2002.** Высшая растительность и флора Ижевского пруда // Ижевский пруд. Ижевск. С. 89—117. (Совместно с О. Г. Барановой и А. Н. Пузыревым).

Вопросы био- и антропогенеза // Исторические истоки, опыт, взаимодействие и толерантность народов Приуралья. Ижевск. С. 8—23.

Агроэкосистемы средневековья (IX—XIII вв. н. э.) в районе г. Глазова // Экология. № 6. С. 412—415. (Совместно с А. В. Туганаевым).

# ХРОНИКА

УДК 06.053

© **А. К. Сытин, Д. В. Гельтман**

## КОНФЕРЕНЦИЯ «ПЕТЕРБУРГСКАЯ БОТАНИКА К ТРЕХСОТЛЕТИЮ ГОРОДА» (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 2 июня 2003 г.)

A. K. SYTIN, D. V. GELTMAN. THE CONFERENCE «BOTANY OF ST. PETERSBURG FOR A CELEBRATION OF THE TERCENTENARY OF THE CITY» (KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE, 2 JUNE 2003)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: Sytin@herb.bin.ras.spb.ru; Geltman@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 30.06.2003

В дни празднования 300-летней годовщины основания С.-Петербурга в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН состоялась однодневная конференция, посвященная значимым событиям в истории петербургской ботаники. Она проводилась как расширенное заседание Ученого совета БИН, однако привлекла не только сотрудников института, но и достаточно широкий круг лиц, интересующихся историей науки.

**А. К. Сытин** (БИН РАН) сообщил о значении для современной таксономии иконографии растений в «Восточных центуриях» И. Х. Буксбаума (1693—1730) — натуралиста и путешественника, первого действительного члена Петербургской Академии наук по ботанике, приглашенного из Германии Петром Первым. Открытые им в Турции, Закавказье и Прикаспии виды растений были валидизированы К. Линнеем, в том числе единственный из 10 описанных Буксбаумом родов — *Ceratocarpus* L. (*Chenopodiaceae*). Его латинский диагноз опубликован в 1-м томе периодического издания «Commentarii Academiae...» (1728). Этой статье, одновременно переведенной на русский язык, предшествует краткий очерк истории ботаники (по Буксбауму), составлявшей часть медицины. Восходя к учению Гиппократа, наследие античного знания с течением веков превратилось в схоластику. По мере данных знаний о многообразии растений периодически происходит процесс упорядочения названий. Идентификация растений совершенствуется путем создания алгоритмов классификации. Вводится иерархия таксономических категорий: виды, роды и классы, определяемые соответствующими уровнями признаков, и наконец создаются новые варианты систем царства растений. Таковы основные положения обзора развития ботаники накануне линнеевских реформ в изложении петербургского ученого.

**И. В. Черказьянова** (Санкт-Петербургский филиал Института истории, естествознания и техники РАН (СПбФ ИИЕТ РАН)) рассказала о путешествии И. И. Редовского (1775—1807) в Сибирь, состоявшем из 2 этапов: в составе академического отряда посольства Ю. А. Головкина в Китай (июнь 1805—апрель 1806) и самостоятельного маршрута на Камчатку (май 1806—февраль 1807). По пути следования из Москвы до Иркутска, а затем в Кяхту и Ургу, Редовский проводил ботанические наблюдения, собирал растения и семена, отправляя коллекции в Петербургскую АН. Совместно с М. Адамсом им было обследовано побережье оз. Байкал. В письме к графу А. К. Разумовскому подробно описаны обнаруженные вокруг Байкала растения, среди них упомянут и «косматый гороховник» (*Caragana jubata*). После неудачи посольства Редовский наметил маршрут, рассчитанный на 3 года: Восточная Сибирь, Камчатка, Шантарские, Алеутские и Курильские острова, Сахалин. Эти планы не были реализованы из-за гибели ученого при неясных обстоятельствах. Подготовка к новому путешествию началась весной 1806 г. в г. Иркутске. Вопрос об исследовании Камчатки как предполагаемого района изучения, по-видимому, рассматривался еще до отъезда Редовского в Сибирь, о чем свидетельствуют оставшиеся инструкции, карты, списки книг. Ученый обследовал Алданский хр., побережье Охотского моря. Собранные коллекции растений, минералов, вулканических образцов, рыб, «животнорастений» были отправлены в С.-Петербург в Академию наук. Вопрос о личном и экспедиционном имуществе Редовского после его гибели решался до 1833 г. Единственной его наследницей оставалась сестра — А. Ф. Бернис. Судьба его научного наследия сложилась также непросто. Разнообразные собрания Редовского продолжали поступать из Сибири еще в 1813 г. Частью ботанические коллекции пострадали по пути в С.-Петербург, частью были разрознены. Наиболее известны листы, инкорпорированные в состав гербария Адальберта Шамиссо, что подтверждает составленная им на Камчатке расписка с перечнем книг Редовского, взятых им на «Рюрик» в 1816 г. Рукописи, письма и путевые заметки Редовского поступили в архив АН. Предложение конференции Академии наук опубликовать наиболее интересные наблюдения из полевых дневников ученого не осуществилось до настоящего времени. Личный фонд Редовского в ПФА РАН требует изучения.

**Н. В. Малышева** (БИН РАН) в докладе, касавшемся истории возникновения отечественной лихенологии, отметила важное значение работ известного петербургского медика и флориста Г. Ф. Соболевского (1741—1807). Его «Flora Petropolitana...» (1799) (русская версия — «Санктпетербургская флора», Т. 1—2, 1801—1802) известна как одна из ранних региональных сводок по высшим растениям. Однако не менее ценен вклад Соболевского в изучение лишайников, что позволяет считать его основателем лихенологического направления криптогамной ботаники в России и отодвинуть временны́е рамки на столетие назад. Интересен выбор видового состава флоры лишайников (среди которых есть виды, внесенные ныне в «Красные книги»), а также точность морфологических описаний, являющихся первыми обобщениями научных фактов и терминологии в отечественной лихенологии. Указания конкретных пунктов местонахождений видов (Царское Село, Дудергоф и др.) делают эту работу важным источником для изучения изменений во флоре в течение 200 лет. Существенны данные по экологии отдельных видов, но особенно оригинальны свидетельства об использовании лишайников в России XVIII в. в пищу, применении их в красильном деле и парфюмерии, а также в медицине и ветеринарии. Следует отметить, что многие из упомянутых Соболевским видов лишайников сегодня используются в фармацевтической промышленности для получения антибиотиков.

**Д. В. Гельтман** (БИН РАН) рассказал о структуре управления и штате сотрудников Императорского Ботанического сада в 1-е десятилетие XX в., когда в учреждении, руководимом А. А. Фишером фон Вальдгеймом, работали В. И. Липский, В. Л. Комаров, Б. А. Федченко, Н. А. Монтеверде и другие известные ученые. В это время сад переживал период интенсивного развития, в значительной мере благодаря энергии и организационным способностям директора.

Управление садом значительно отличалось от знакомого нам управления современными научными учреждениями. Существовало разделение на штатных служащих (имевших гражданский чин, право на пенсию и т. п.), которых было сравнительно немного, и служащих, работавших «по вольному найму». Во главе подразделений сада, соответствующих современным отделам, стояли главные ботаники; персонал, занимавшийся научной работой, в основном находился на должности «консерваторов» (включая старших и младших). Штатные служащие регулярно награждались гражданскими орденами (в основном Святой Анны и Святого Станислава).

В управлении сада были заметны коллегиальные начала, важную роль играли совет сада и хозяйственный комитет. Например, все командировки должны были быть одобрены советом. При саде активно работала трехлетняя школа садоводства для детей и подростков.

Несмотря на хорошее состояние и интенсивное пополнение коллекций, энергичное строительство новых оранжерей и здания Гербария, государственное финансирование не вполне обеспечивало семьи сотрудников, даже штатных (что видно из сравнения размеров их жалованья с тогдашними петербургскими ценами), а потому многим приходилось искать дополнительного заработка в виде совместительства.

Логическим продолжением последнего тезиса стало сообщение **Л. В. Крючкова** (Санкт-Петербургская химико-фармацевтическая академия (СПХФА)) о деятельности В. Л. Комарова в Петроградском химико-фармацевтическом институте, показавшее первоклассный уровень постановки обучения фармакогнозии с самого начала формирования этого учебного заведения (с 1919 г.). В. Л. Комаров, в то время заведующий живыми коллекциями Главного ботанического сада, был помощником первого ректора (директора) химико-фармацевтического института и много сделал для его становления. Возможно, сам выбор места для института был сделан из соображений сочетания административной, научной и педагогической деятельности Комарова.

**А. А. Федотова** (СПбФ ИИЕТ РАН) продемонстрировала состояние ботаники в С.-Петербурге в годы Первой мировой войны (1914—1916) и рассказала о прикладной деятельности ботаников, вызванной нуждами войны. До 1914 г. большая часть фармакологического сырья и лекарственных препаратов ввозилась из Германии. Ботаники С.-Петербурга при государственной финансовой поддержке с 1915 г. по мере возможностей координировали ряд образовательных, научно-издательских проектов и опытных работ по развитию сбора и культуры лекарственных растений. В организации этих исследований была велика роль Н. А. Монтеверде.

**Т. К. Юрковская** (БИН РАН) рассказала о роли Ботанического сада и Института в С.-Петербурге как центра становления и развития геоботанического картографирования в России, тесно связанного с историей Отдела геоботаники БИН. Этот отдел организовал профессор Н. И. Кузнецов в 1922 г., создав первое научное геоботаническое подразделение в стране. Основным направлением исследований стало составление многолистной карты растительного покрова европейской части СССР. По своим принципам, теоретическим концепциям и оформлению эта карта была во многом новаторской. Целые поколения геоботаников в процессе работы над картированием растительности приобрели высочайшую квалификацию. Следующий этап в развитии геоботанического картографирования связан с созданием первого в СССР «Большого Советского атласа мира». Исследования этих лет подготовили тот взлет и размах, которых достигло картографирование растительности во 2-й половине XX в.

В докладе **О. В. Яковлевой** об отце — Василии Георгиевиче Александрове (1887—1964), — основателе отечественной школы анатомии растений, был подчеркнут приоритет его работ в переходе от статического описательного метода к динамическому видению многих аспектов анатомии. Он связывал их с процессами развития растительного организма, выдвигая на первый план необходимость познания общих закономерностей структуры. Личные качества В. Г. Александрова, его трудолюбие и преданность науке позволили ему стать главой анатомической школы. Многие из его учеников продолжили исследования анатомии растений в разных городах России и за ее пределами. При содействии Н. И. Вавилова Александровым была создана первая анатомическая лаборатория в СССР, а в 1944 г. — лаборатория анатомии и морфологии при отделе систематики и географии высших растений БИН. В 1949 г. она была реорганизована в крупный отдел морфологии и анатомии, ставший центром по подготовке кадров в этой области. Классический учебник В. Г. Александрова «Анатомия растений» создан на основе оригинальных исследований самого В. Г. и его сотрудников, он выдержал много изданий. Просветительский дар В. Г. раскрылся и в организованной им при ВБО секции анатомии и морфологии растений.

**С. Г. Жилин** (БИН РАН) осветил наиболее яркие палеоботанические достижения БИН РАН. Здесь создана поистине гигантская коллекция ископаемых растений, не только старейшая в стране (ее начало относится к первой трети XIX в.), но и почти непрерывно пополняемая в течение всего ее существования. В последние годы в нее вливались не только собственные сборы сотрудников института, но также многолетние коллекционные материалы из других учреждений. Крупнейшей инкорпорацией последних лет стала миллионная (по количеству единиц хранения) коллекция ископаемых плодов и семян из ОАО «Новосибирск-геология», по возрасту от мела до квартера. Кроме того, получена богатая коллекция мезозойских растений из Нефтяного института. Основным направлением исследований стала критическая обработка ископаемых цветковых растений от эпохи мела до конца третичного периода. Эта работа публикуется в виде многотомника «Ископаемые цветковые растения СССР» (Т. 1, 2, 1974, 1982), ныне издаваемого под названием «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств» (Т. 3, 1994; подготовлен к изданию т. 4). Кроме того, нужно отметить 6 великолепных выпусков из серии «Тр. БИН АН СССР, серия VIII, Палеоботаника» (1956—1967), классический учебник «Палеоботаника» А. Н. Криштофовича (1957) и ряд монографий. Эти издания в последние полвека составили целую библиотеку, дополнив классические сочинения по палеоботанике, хранящиеся в лаборатории палеоботаники БИН РАН. Следует упомянуть о преемственности развития петербургской палеоботанической школы, в настоящее время успешно продолженной исследованиями в Ереване И. Габриэляна.

**Н. В. Белова, Н. В. Псурцева, Е. Ю. Гачкова** (БИН РАН) рассказали о сохранении базидиомицетов *ex situ* в специализированной Коллекции культур БИН (LE). Многие бактерии, грибы, дрожжи, водоросли, лишайники, вирусы и клеточные линии сохраняют и поддерживают как ресурсы живого биологического разнообразия в коллекциях культур, при этом таксономически верифицированные штаммы организмов становятся доступными для ученых и практиков всего мира. В настоящее время в коллекции БИН РАН поддерживается свыше 1000 штаммов, относящихся к 428 видам базидиомицетов. Для обеспечения этой ценнейшей коллекции совершенствуются методы хранения культур в сочетании с расширением информационного пространства. Научная деятельность на базе коллекции сопряжена с таксономическим исследованием макромицетов, физиолого-биохимическим изучением культур и скирингом биологически активных соединений (БАВ).

# УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
# INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 12)

Стр.

## СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

| | |
|---|---|
| **Galium hexanarium** Knjasev **sp. nov.** | 105 |
| **Galium turgaicum** Knjasev **sp. nov.** | 107 |

# АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА». Т. 88. 2003 г.

## Обзорные статьи

Стр.

**Габараева Н. И.** Развитие экзины. I. Модели субструктуры экзины . . . . . . . . . . . . . . . 11 1

**Габараева Н. И.** Развитие экзины. II. Спорополленин. Детерминация рисунка экзины . . 12 12

**Горшкова Т. А., Агеева М. В., Сальников В. В., Павленчева Н. В., Снегирева А. В., Чернова Т. Е., Чемикосова С. Б.** Стадии формирования лубяных волокон *Linum usitatissimum* (*Linaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 12 1

**Шамров И. И.** Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6 1

## Оригинальные статьи

**Абрамова Л. И., Авалкина Н. А., Голубева Е. А., Голубовская И. Н.** Эмбриологические аномалии развития двойных мутантов *Zea mays* (*Poaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6 31

**Афонина О. М., Матвеева Н. В.** Мхи острова Большевик (архипелаг Северная Земля) . 9 1

**Буданцев Л. Ю.** Роль бобовых (*Leguminosae* s. l.) в истории раннепалеогеновой флоры на северо-востоке Азии . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9 25

**Василевич В. И.** Еловые леса Кировской области . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 7 1

**Василевич В. И., Бибикова Т. В.** Ельник костянично-вейниковый (Calamagrosti arundinaceae-Piceetum) в Европейской России . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9 55

**Васильев А. Е.** Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения . . . . . . . . . 10 1

**Гунин П. Д., Слемнев Н. Н., Цоож Ш.** Семенное возобновление растений-доминантов в экосистемах пустынной зоны Монголии: динамика популяций подроста . . . . . . . . 3 1

**Дарбаева Т. Е.** Эколого-исторические свиты флоры меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9 66

**Джеффри Ч.** Филогенетическое древо нельзя разрубать . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2 1

**Журавлева Е. Н., Ипатов В. С.** Взаимоотношения видов рода *Sphagnum* (*Sphagnaceae*) и *Polytrichum commune* (*Polytrichaceae*) в заболоченных сосновых лесах . . . . . . . . . 8 20

**Ильинская И. А.** Геологическая история рода *Populus* (*Salicaceae*) на территории бывшего СССР . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5 23

**Ишбирдина Л. М., Федоров Н. И.** Кариологический анализ видов рода *Delphinium* (*Ranunculaceae*) на Южном Урале . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8 8

**Казанцева Т. И., Гунин П. Д., Слемнев Н. Н.** Саксауловые сообщества равнин Гоби (Монголия) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4 1

**Кашин А. С., Демочко Ю. А., Мартынов В. С.** Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* . . . . . 9 35

**Кравцова Т. И.** Строение семенной кожуры в семействе *Urticaceae* и родственные связи порядка *Urticales* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 11 11

**Крестов П. В., Накамура Ю., Верхолат В. П.** Синтаксономическое разнообразие лесов из *Picea glehnii* — редких экосистем островного сектора Восточной Азии . . . . . . . 7 12

**Куркин К. А.** Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы как основа для выявления оптимальных ступеней их пастбищной дигрессии . . . . . . . . . . . . . . . . 3 18

**Лотова Л. И., Тимонин А. К.** Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 14. *Coleogyne* и *Kageneckia* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1 3

**Лотова Л. И., Тимонин А. К.** Анатомия первичной и вторичной коры *Rosaceae*. 15. *Dichotomanthes* и *Prinsepia* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8 1

**Малышев Л. И.** Экология флористического богатства Северной Евразии . . . . . . . . . . 8 28

**Савинов И. А.** Сравнительная карпология рода *Sphenostemon* (*Sphenostemonaceae*) в связи с его систематикой и филогенией . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2 5

**Устименко П. М.** Ценотаксономическое разнообразие и синфитосозологическая классификация лесной растительности Украины . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2 17

**Хмелев К. Ф., Никулин А. В., Кирик А. И.** Особенности онтогенеза и структуры ценопопуляций *Sempervivum ruthenicum* и *Jovibarba sobolifera* (*Crassulaceae*) бассейна Среднего Дона в связи с типом стратегии жизни . . . . . . . . . . 4 17
**Хитун О. В.** Анализ внутриландшафтной структуры флор на примере локальной флоры среднего течения реки Хальмеряха (Западносибирская Арктика) . . . . . . . . 10 9
**Шереметьев С. Н.** Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. IV. Осмотическое давление клеточного сока . . . . . . . . . . 1 26
**Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В.** Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. V. Структурно-функциональные корреляции на материале однодольных и двудольных растений . . . . . . . . . . 5 1
**Шамров И. И., Анисимова Г. М.** Стадии структурно-функциональной перестройки при развитии семязачатка и семени . . . . . . . . . . 12 21
**Юрцева О. В., Крамина Т. Е.** Изменчивость видов подсекции *Polygonum* рода *Polygonum* (*Polygonaceae*) в связи с возможной гибридизацией . . . . . . . . . . 1 9

## Сообщения

**Абрамова Л. М.** *Cyclahaena xanthifolia* (*Asteraceae*) в южных районах Предуралья (Башкортостан) . . . . . . . . . . 4 67
**Алексеев А. С., Сорока А. Р.** Анализ долговременных тенденций роста *Pinus sylvestris* на северо-западе Кольского полуострова . . . . . . . . . . 6 59
**Андронова Е. В.** Особенности развития проростков некоторых видов рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) после их пересадки из культуры *in vitro* в природу . . . . . . . . . . 9 105
**Андронова Е. В.** Прорастание семян *Dactylorhiza maculata* s. l. (*Orchidaceae*) *in situ* . . . 5 63
**Бабина Н. В.** Приморская флора Западного побережья Белого моря . . . . . . . . . . 2 60
**Березуцкий М. А.** Об антропохорном элементе аборигенной фракции флоры южной части Приволжской возвышенности . . . . . . . . . . 7 52
**Беэр А. С.** Структура синфлоресценции у видов секции *Campestres* рода *Artemisia* L. (*Asteraceae*) и ее значение для систематики группы . . . . . . . . . . 3 52
**Блинова И. В.** Онтогенетическая структура и динамика популяций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в разных частях ареала вида . . . . . . . . . . 6 36
**Бородулина О. В.** Род *Navicula* (*Bacillariophyta*) в водоемах Северного Казахстана . . . . 10 31
**Быков О. Д.** Фотосинтез и темновая фиксация $CO_2$ литоральных макроводорослей Баренцева моря в условиях полярной ночи . . . . . . . . . . 12 68
**Быченко Т. М.** Онтогенетические состояния двух редких видов *Cypropedium macranthon* и *Calypso bulbosa* (*Orchidaceae*) в Прибайкалье . . . . . . . . . . 6 48
**Вевле О.** Фитоценотическая классификация местообитаний растений Красных списков, рекомендации Нордхагена и социо-экологические коды Элленберга . . . . . . . . . . 11 118
**Вилконис К. К.** *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) в Литве . . . . . . . . . . 8 56
**Грабовик С. И.** Динамика продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов Южной Карелии . . . . . . . . . . 4 41
**Державина Н. М., Силантьева Л. А.** Некоторые анатомо-морфологические особенности видов рода *Asplenium* (*Aspleniaceae*) в связи с их экологией . . . . . . . . . . 12 46
**Десницкий А. Г.** Особенности географического распространения ценобиальных вольвоксовых (*Volvocaceae*, *Chlorophyta*) . . . . . . . . . . 11 52
**Дольник К., Петренко Д. Е.** Лишайники южной части Куршской косы Балтийского моря . . . . . . . . . . 2 41
**Дулин М. В., Константинова Н. А., Бакалин В. А.** К флоре печеночников Республики Коми . . . . . . . . . . 3 45
**Жданов И. С., Дудорева Т. А.** Лишайники приморских местообитаний побережья и островов Кандалакшского залива Белого моря . . . . . . . . . . 2 34
**Жукова П. Г., Коцеруба В. В., Петровский В. В.** Кариологическое и таксономическое изучение видов рода *Papaver* (*Papaveraceae*) Северной Якутии . . . . . . . . . . 11 113
**Зверева Г. К.** Особенности водного режима степных растений при повторном отрастании (Центральная Тува) . . . . . . . . . . 3 72
**Иконников С. С.** *Thermopsis alpina* (*Fabaceae*) на Памире . . . . . . . . . . 9 117
**Иконников С. С.** Особенности приснежной растительности Памира (цирк Зор-Чечекты) 11 67
**Кашин А. С., Демочко Ю. А.** Семенная продуктивность в апомиктичных и половых популяциях некоторых видов *Asteraceae* . . . . . . . . . . 8 42
**Кессель Д. С., Козьминская Т. Л., Шелестовская Я. А.** Инициальные стадии зарастания дюн Куршской и Вислинской кос Балтийского моря (Калининградская область) . . . . . . . . . . 7 62
**Кожаринов А. В., Сирин А. А., Клименко В. В., Климанов В. А., Малясова Е. С., Слепцов А. М.** Динамика растительного покрова и климата Западнодвинской низины (Тверская область) за последние 5 тысяч лет . . . . . . . . . . 3 90
**Копытова Л. Д.** Основные показатели водного режима степных растений в связи с их экологией и биоморфологией . . . . . . . . . . 5 111

**Котлова Е. Р., Шадрин Н. В.** Участие мембранных липидов в адаптации *Chladophora* (*Chlorophyta*) к обитанию в мелководных озерах с различной соленостью . . . . . . . . 5 38

**Криницына А. А.** Детерминированное развитие *in vitro* апикальных меристем *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*) . . . . . . . . 5 50

**Крышень А. М.** Структура и динамика растительного сообщества вейниковой вырубки в Южной Карелии. 1. Видовой состав . . . . . . . . 4 48

**Крышень А. М.** Структура растительного сообщества вейниковой вырубки. 2. Взаимоотношения доминантов . . . . . . . . 12 74

**Кудрин С. Г.** Динамика восстановления *Nelumbo komarovii* (*Nelumbonaceae*) на юго-востоке Амурской области . . . . . . . . 8 83

**Кулаков В. Г.** Кустистые и листоватые лишайники окрестностей озера Баскунчак . . . . 9 96

**Кумахова Т. Х.** Некоторые особенности анатомии плодов *Malus domestica* (*Rosaceae*) в зависимости от высоты культивирования в горах . . . . . . . . 6 75

**Кутлунина Н. А., Сарапульцев И. Е.** Система размножения арктических вивипарных видов *Poa* (*Poaceae*) . . . . . . . . 3 64

**Лавриненко О. В., Лавриненко И. А.** Островные ельники восточно-европейских тундр . 8 59

**Ларионова Н. П., Ермакова И. М.** Динамика подземной фитомассы луговых злаковых агроценозов на осушенной торфяной почве в Южной Карелии . . . . . . . . 11 96

**Ликсакова Н. С.** Дубравы поймы реки Волхов . . . . . . . . 10 82

**Лисицына Л. И., Бобров А. А.** Флора памятника природы — парка поселка Борок (Ярославская область) . . . . . . . . 5 124

**Ляшенко О. А.** Сравнительный анализ планктонных альгофлор озер Неро и Плещеево . 3 30

**Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е.** Морфолого-анатомические особенности рода *Cryptobasis* (*Iridaceae*) в связи с его систематикой . . . . . . . . 10 50

**Малышева Н. В.** Лишайники малых городов Северо-Запада России . . . . . . . . 10 40

**Малышева Н. В.** Лишайники — эпифиты культурных плодовых деревьев и кустарников Северо-Запада России . . . . . . . . 1 161

**Мирин Д. М.** Комплексы фитоценозов в долинах ручьев . . . . . . . . 5 93

**Михайлова М. А., Борисовская Г. М., Ходорова Н. В.** Строение перикарпия у видов рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) . . . . . . . . 1 260

**Муравник Л. Е., Иванова А. Н.** Особенности ультраструктуры листовых железок у *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 2. Цитоплазма . . . . . . . . 1 59

**Мучник Е. Э.** Материалы к изучению лихенофлоры Тамбовской области . . . . . . . . 4 28

**Нешатаева В. Ю., Кукуричкин Г. М.** Редкие сообщества *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) в бассейне реки Кихчик (Западная Камчатка) . . . . . . . . 10 90

**Николашина Н. М.** Находка *Populus platyphylla* (*Salicaceae*) в раннем миоцене Западной Сибири . . . . . . . . 8 77

**Олонова М. В.** Морфолого-анатомические признаки сибирских видов рода *Poa* (*Poaceae*) 11 86

**Орлова Т. Ю., Шевченко О. Г., Гогорев Р. М.** Род *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в дальневосточных морях России . . . . . . . . 1 52

**Охапкин А. Г., Старцева Н. А.** Состав и экология массовых видов фитопланктона малых водоемов городских территорий (диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли) . . 9 84

**Панасенко Н. Н.** Флора сосудистых растений города Брянска . . . . . . . . 7 45

**Паутов А. А., Яковлева О. В., Гордиенко Ю. В.** О сходстве строения эпидермы листа представителей семейств *Flacourtiaceae* и *Salicaceae* . . . . . . . . 2 84

**Перебора Е. А.** Распространение орхидных (*Orchidaceae*) на Северо-Западном Кавказе . 9 109

**Писаренко О. Ю., Королюк А. Ю.** Мохообразные в степных сообществах Алтайского края . . . . . . . . 2 74

**Плиско М. А.** Строение плодов и семян некоторых представителей семейства *Verbenaceae* . . . . . . . . 5 57

**Плиско М. А.** Строение плода и семени у двух видов рода *Cyphia* (*Cyphiaceae*) . . . . . . 11 107

**Положий А. В.** К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) . . . . 10 55

**Потемкин А. Д., Коткова В. М.** Печеночники музея-заповедника «Парк Монрепо» (г. Выборг, Ленинградская область) . . . . . . . . 3 37

**Рахманкулова З. Ф., Усманов И. Ю.** Особенности распределения биомассы у растений в норме и при дефиците элементов минерального питания . . . . . . . . 3 80

**Репин Е. Н.** Состав пластидных пигментов, содержание воды и транспирация у *Pinus densiflora* и *Pinus × funebris* (*Pinaceae*) . . . . . . . . 3 85

**Савва Ю. В., Ваганов Е. А., Милютин Л. И.** Особенности реакции различных климатипов *Pinus sylvestris* на изменение климатических факторов . . . . . . . . 10 68

**Самосенко И. Е., Бянкина И. С.** Оценка состояния ценопопуляций *Galium odoratum* (*Rubiaceae*) в Западном Саяне . . . . . . . . 4 76

**Седова Т. В.** Кариологическая характеристика видов *Chlorococcum* (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) с эллипсоидно-яйцевидными зооспорами . . . . . . . . 2 28

**Скворцов А. К.** Еще раз о предлистьях у *Commelinaceae* . . . . . . . . 7 41

**Смагин В. А.** О сукцессиях при образовании и развитии болот на месте малых озер (Ленинградская область) . . . . . . . . 1 76

**Смагин В. А., Галанина О. В.** Болота Кургальского полуострова . . . . . . . . 5 71

**Соколова И. Г.** Деревья и кустарники города Пскова . . . 11 79
**Стоник И. В., Айздайчер Н. А.** Новые данные о морфологии *Eutreptiella braarudii* (*Euglenophyta*) из дальневосточных морей России. . . 9 81
**Татаренко И. В., Кондо К.** Биоморфологические особенности *Dactylostalyx ringens* (*Orchidaceae*) . . . 4 62
**Телятников М. Ю.** Сравнение широтных элементов ценофлоры осоково-гилокомиевых тундр Ямала и Таймыра . . . 1 69
**Тихонова И. В.** Островная популяция *Pinus sylvestris* в Ширинской степи (Хакасия) . . . 10 60
**Толпышева Т. Ю., Пелепец Н. В.** Развитие первичного слоевища *Cladonia coniocraea* (*Cladoniaceae*, *Lichens*) из соредий в природных условиях . . . 5 45
**Толпышева Т. Ю., Тимофеева А. К., Еськова А. К.** Рост лишайников рода *Cladonia* и мха *Pleurozium schreberi* в сосновых лесах на побережье Белого моря . . . 7 27
**Трифонова И. С., Генкал С. И., Павлова О. А.** Состав и сукцессии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) в планктоне городских водоемов Санкт-Петербурга . . . 11 42
**Фирсов Г. А., Асеева Л. А.** Род *Veronica* (*Scrophulariaceae*) в низовьях реки Хопёр (Волгоградская область) . . . 2 81
**Хмелев К. Ф., Хватова В. Н.** Воздействие выбросов Новолипецкого металлургического комбината на структуру однолетних стеблей рода *Populus* (*Salicaceae*) . . . 5 119
**Щевченко О. Г., Орлова Т. Ю.** Комплексы доминирующих видов *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) в дальневосточных морях России . . . 8 37
**Шохина Н. К.** Продуктивность *Hierochloë odorata* и *Hierochloë repens* (*Poaceae*) в сообществах разной плотности . . . 9 119

## Систематические обзоры и новые таксоны

**Арбузова О. Н., Никитин В. П.** К систематике третичных *Capparaceae* . . . 7 97
**Асеева Л. А.** Новая разновидность и новые комбинации в роде *Veronica* (*Scrophulariaceae*) флоры России . . . 1 109
**Аэдо К.** Таксономическая ревизия секции *Trygonium* рода *Geranium* (*Garaniaceae*) . . . 4 124
**Банаев Е. В.** О статусе вида *Alnus tinctoria* (*Betulaceae*) . . . 3 115
**Беркутенко А. Н.** О роде *Boridinia* (*Cruciferae*) . . . 11 129
**Блохина Н. И., Бондаренко О. В., Снежкова С. А.** Новые виды *Pinaceae* из плиоцена Южного Приморья (Дальний Восток России), установленные по древесине . . . 1 88
**Бялт В. В.** Заметка о *Hylotelephium decumbens* (*Crassulaceae*) . . . 10 111
**Генкал С. И., Куликовский М. С.** *Asterionella ralfsii* (*Bacillariophyta*): морфология, экология и распространение . . . 10 100
**Гогорев Р. М.** Новый вид *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) из планктона арктических морей России и его сравнение с видами секции *Simplicia* . . . 4 82
**Гогорев Р. М.** Таксономический обзор рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) Белого моря. I. Подрод *Chaetoceros*, секция *Borealia* . . . 8 90
**Доуэльд А. Б.** Ре-классификация каменноугольного рода *Eusphenopteris* (*Lyginopteridaceae*/*Lagenostomataceae—Lyginopteridophyta*) . . . 6 102
**Егорова Т. В., Татанов И. В.** О систематическом положении *Bolboschoenus planiculmis* и *Bolboschoenus koshewnikowii* (*Cyperaceae*) . . . 4 131
**Иваненко Ю. А.** Новый вид *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*) из Китая и Восточной Индии 9 128
**Имханицкая Н. Н.** Конспект кавказских видов рода *Ephedra* (*Ephedraceae*). I. Секция *Ephedra* . . . 5 139
**Имханицкая Н. Н.** Конспект кавказских видов рода *Ephedra* (*Ephedraceae*). II. Секция *Monospermae* . . . 6 94
**Камелин Р. В., Сытин А. К., Шишлова Ж. Н.** Новый вид рода *Astragalus* (*Fabaceae*) с возвышенности Ергени (юго-восток Европейской России) . . . 6 114
**Князев М. С.** Новый вид рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) из Северного Казахстана и Оренбургской области России . . . 4 98
**Князев М. С.** Два новых вида *Galium* (*Rubiaceae*) родства *Galium glaucum* . . . 12 85
**Козыренко Т. Ф.** Морфология и таксономия *Actinocyclus podolicus* (*Bacillariophyta*) из миоценовых отложений Черноморско-Каспийской области . . . 11 125
**Котлов Ю. В.** Типовые образцы лишайников семейства *Catillariaceae* в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) . . . 10 103
**Крестовская Т. В.** Новый подрод рода *Stachys* (*Lamiaceae*) . . . 2 94
**Кудряшова Г. Л.** Род *Nectaroscordum* (*Alliaceae*) во флоре Кавказа . . . 7 87
**Лазьков Г. А.** Новый вид рода *Gastrolychnis* (*Caryophyllaceae*) из Китая . . . 6 119
**Лазьков Г. А.** Новый вид рода *Arenaria* (*Caryophyllaceae*) из Ирана . . . 7 94
**Луферов А. Н.** Типификация внутривидовых таксонов *Clematis fusca* (*Ranunculaceae*) . . . 2 100
**Мозаффариан В.** Два новых рода иранских *Umbelliferae* . . . 2 88
**Мозаффариан В.** Новые виды и новые находки иранских *Umbelliferae* . . . 4 104
**Мордак Е. В.** Род *Bellevalia* (*Hyacinthaceae*) во флоре Крыма, Кавказа и Средней Азии. 3 103
**Никифорова О. Д.** Новый вид рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) из Средней Азии . . . 5 148
**Овчинникова С. В.** Система рода *Eritrichium* (*Boraginaceae*) . . . 7 76

**Орлова Л. В.** Система дикорастущих и интродуцированных видов *Pinus* (*Pinaceae*) России. 2. Подрод *Pinus* . . . . . . . . 6 85
**Родионенко Г. И.** О таксономической структуре *Iris pseudacorus* s. l. (*Iridaceae*) . . . . . . 5 133
**Санчир Ч.** Новые таксоны рода *Caragana* (*Fabaceae*) из Средней Азии . . . . . . 1 106
**Соколов Д. Д.** Об объеме родов *Coronilla* и *Hippocrepis* (*Leguminosae*) . . . . . . 6 108
**Татанов И. В.** *Bolboschoenus schmidii* (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Средней Азии . . . . . . 2 97
**Татанов И. В.** О распространении *Bolboschoenus glaucus* (*Cyperaceae*) в Восточной Европе . . . . . . 10 106
**Чусовлянов Д. В.** Новый вид *Festuca* (*Poaceae*) с Кузнецкого Алатау . . . . . . 7 92
**Яковлев Г. П., Егорова Т. В., Гончаров М. Ю.** О типификации рода *Alhagi* (*Fabaceae*). 1 101

## Флористические находки

**Агафонов В. А.** О новых и редких видах цветковых растений для юго-востока Центрального Черноземья . . . . . . 7 123
**Бекишева И. В., Свириденко Б. Ф., Зарипов Р. Г., Буданова М. Г., Зябликова Ю. А.** Флористические находки в Омской области . . . . . . 4 146
**Близнюк Т. Н.** Новые виды сосудистых растений для Норского государственного природного заповедника (Амурская область) . . . . . . 10 128
**Блинкова О. В., Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П.** Новые и редкие виды лишайников с Кавказа (Тебердинский заповедник) . . . . . . 10 115
**Будаева С. Э., Харпухаева Т. М.** Новые находки лишайников в Бурятии . . . . . . 12 91
**Гребенюк А. В.** *Marsilea strigosa* (*Marsileaceae*) — редкий папоротник во флоре Сибири 7 116
**Жданов И. С.** Новые для Мурманской области виды лишайников Кандалакшских гор. . 8 101
**Журбенко М. П.** Новые и редкие виды лишайников (*Lichenes*) из Республики Саха-Якутия и Магаданской области . . . . . . 1 111
**Котлов Ю. В.** *Catillaria atomarioides* (*Catillariaceae*) — новый для России вид лишайников из Сибирской Арктики . . . . . . 3 120
**Котлов Ю. В.** Новые для Урала виды лишайников из Свердловской области . . . . . . 4 145
**Кравченко А. В.** Находки охраняемого вида *Bryoria fremontii* (*Parmeliaceae*, *Ascomycotina*) в Архангельской и Вологодской областях . . . . . . 2 102
**Кравченко А. В., Рудковская О. А., Тимофеева В. В.** Новые и редкие для Карелии виды во флоре города Петрозаводска . . . . . . 6 132
**Крюкова М. В.** Новые и редкие виды растений на Северном Сихотэ-Алине . . . . . . 9 135
**Курбанов Д.** Новые местонахождения двух редких растений флоры Туркменистана . . . . 5 156
**Лазьков Г. А.** Новые местонахождения видов *Caryophyllaceae* . . . . . . 2 123
**Макрый Т. В.** *Placolecis opaca* (*Catillariaceae*) — новый для России род и вид лишайников из Даурии (Юго-Восточное Забайкалье) . . . . . . 3 123
**Мочалова О. А.** Флористические находки в бассейне среднего течения реки Колымы (Магаданская область) . . . . . . 9 139
**Мулдашев А. А.** Флористические находки в Башкортостане (Россия) . . . . . . 1 120
**Некратова Н. А., Некратов Н. Ф., Некратова А. Н.** Новые и редкие для флоры Кузнецкого Алатау виды сосудистых растений . . . . . . 6 126
**Патова Е. Н., Улле З. Г.** Находка *Isoëtes lacustris* (*Isoëtaceae*) на северо-востоке Европейской России . . . . . . 1 118
**Пауков А. Г., Трапезникова С. Н.** Новые для флоры Урала виды литофильных лишайников . . . . . . 2 104
**Попова О. А., Кириллова Н. К., Андриевская Е. А.** Флористические находки в Читинской области . . . . . . 10 121
**Попова Т. Н., Бондаренко С. В.** О находке *Scrophularia lateriflora* (*Scrophulariaceae*) на Западном Кавказе . . . . . . 7 125
**Портениер Н. Н.** Дополнение к флоре Западного Закавказья . . . . . . 7 127
**Рубцова Т. А., Антонова Л. А., Старченко В. М.** Новые для флоры Еврейской автономной области виды сосудистых растений . . . . . . 10 123
**Селиванов А. Е., Урбанавичюс Г. П.** Новые для Урала виды лишайников из заповедников «Басеги» и «Вишерский» (Пермская область) . . . . . . 7 109
**Старченко В. М., Дарман Г. Ф.** Флористические находки в бассейне реки Амур . . . . . 9 144
**Сухоруков А. П.** *Senniella spongiosa* (*Chenopodiaceae*) — новый адвентивный для флоры Средней Азии вид из Австралии . . . . . . 6 123
**Тарасова Е. М.** Новые и редкие для г. Кирова и Кировской области виды сосудистых растений . . . . . . 2 113
**Тубанова Д. Я.** Новые местонахождения редких мхов в Сибири (Джергинский заповедник) . . . . . . 7 112
**Урбанавичюс Г. П.** Дополнения к лихенофлоре Мурманской области . . . . . . 4 143
**Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н.** Новые для России лишайники с Кавказа . . . . 2 109
**Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н.** *Micarea adnata* (*Micareaceae*) — новый для Сибири и Азии вид лишайника . . . . . . 3 121

**Федотов Ю. П., Евстигнеев О. И.** Находки редких видов орхидных (*Orchidaceae*) в Брянской области . . . . . . 10 118
**Шевченко О. Г., Орлова Т. Ю., Стоник И. В.** Новые для дальневосточных морей России виды *Thalassiosira* (*Bacillariophyta*) . . . . . . 5 152
**Эбель А. Л., Эбель Т. В.** Флористические находки в Восточном Казахстане . . . . . . 10 131

## Коллекции

**Аветисян В. Е., Асатрян М. Я.** Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Гербарии отдела систематики и географии высших растений Института ботаники НАН Республики Армения (ERE). 7. Дополнение 2-е . . . . . . 4 151
**Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В.** Коллекция Г. П. Бонгарда в Гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB) . . . . . . 2 125
**Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В.** Эдуард Эммануилович Линдеманн и его коллекция в Гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского университета (LECB) . . . . . . 11 135
**Виноградова В. М.** Типовые образцы таксонов семейства *Apiaceae* Восточной Европы, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). *Anthriscus — Trinia* . . . . . . 8 105
**Федорончук Н. М., Шевера М. В., Крицкая Л. И.** Коллекция типов видов семейства *Fabaceae* s. l. в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины . 12 94

## Охрана растительного мира

**Алексеева Н. Б.** Охрана видов рода *Iris* (*Iridaceae*) на территории России . . . . . . 12 110
**Семенова Г. П.** Редкие и исчезающие сосудистые растения Сибири в заповедниках и за их пределами . . . . . . 4 154

## Числа хромосом

**Владимирова О. С., Карпюк Т. В., Муратова Е. Н.** Числа хромосом некоторых видов *Picea* (*Pinaceae*) . . . . . . 8 112
**Волкова С. А., Бойко Э. В., Антушева И. В.** Числа хромосом видов флоры Камчатки и Сахалина . . . . . . 9 154
**Волкова С. А., Горовой П. Г., Ткаченко К. Г.** Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Командорских островов . . . . . . 8 115
**Красников А. А., Жирова О. С., Ломоносова М. Н., Смирнов С. В.** Числа хромосом представителей семейства *Asteraceae* из Южной Сибири и Казахстана . . . . . . 9 151
**Ломоносова М. Н., Красников А. А.** Числа хромосом видов *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*) в Сибири . . . . . . 1 130
**Ломоносова М. Н., Красников А. А., Красникова С. А.** Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* флоры Казахстана . . . . . . 2 134
**Ломоносова М. Н., Красникова С. А., Красников А. А., Эбель А. Л., Рудая Н. А.** Числа хромосом представителей семейства *Chenopodiaceae* из Монголии и Казахстана . . . 8 113
**Муратова Е. Н., Екимова Н. В., Карпюк Т. В.** Кариотип миндаля черешкового *Amygdalus pendiculata* (*Rosaceae*) . . . . . . 10 137
**Пименов А. В., Седельникова Т. С.** Числа хромосом представителей семейств *Cupressaceae* и *Pinaceae* . . . . . . 10 136
**Стадничук И. Н., Селях И. О., Муравенко О. В.** Хромосомные числа видов микроводорослей класса *Cyanidiophyceae* (*Rhodophyta*) . . . . . . 4 175

## История науки

**Боголюбов А. Г.** К столетию начала биометрических работ в России . . . . . . 7 133
**Голубкова Н. С.** Всеволод Павлович Савич (1885—1972) — ученый и организатор научных исследований в области криптогамной ботаники . . . . . . 10 142
**Лантратова А. С., Марковская Е. Ф., Еглачева А. В.** Петровский парк в городе Петрозаводске . . . . . . 4 177
**Лукьянова Л. М.** Самый северный ботанический сад в России (к 70-летию Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН) . . . . . . 3 128
**Родионенко Г. И.** Воспоминания о Ф. С. Пилипенко (1913—1980) . . . . . . 10 150
**Саксонов С. В., Конева Н. В.** Три ботаника: Софинский, Калинин и Липшиц . . . . . . 1 132
**Семихатова О. А.** Экофизиологические исследования на Восточном Памире под руководством О. В. Заленского . . . . . . 5 158

## Юбилеи и даты

**Баранова О. Г.** Виктор Васильевич Туганаев (к 40-летию научной, педагогической и общественной деятельности) 12 120
**Бебия С. М., Гуланян Т. А., Васильева В. А.** Александр Валентинович Васильев (1902—1979) (к 100-летию со дня рождения) 7 141
**Камелин Р. В.** Павел Николаевич Овчинников (к 100-летию со дня рождения) 5 165
**Науменко Ю. В.** Татьяна Андреевна Сафонова (к 70-летию со дня рождения) 6 148
**Наумова Т. Н., Батыгина Т. Б.** Михаил Семенович Яковлев (к 100-летию со дня рождения) 8 117
**Потемкин А. Д.** Анна Леонидовна Жукова (к 70-летию со дня рождения) 7 142
**Сафронова И. Н., Юрковская Т. К.** Тамара Георгиевна Полозова (к 70-летию со дня рождения) 1 140
**Сахарова О. В., Маслова Т. Г.** Олег Дмитриевич Быков (к 70-летию со дня рождения) 8 119
**Скабичевская Н. А., Стрельникова Н. И.** Памяти Александра Павловича Скабичевского (1904—1990) 6 142

## Потери науки

**Андреев В. М., Болдина О. Н., Виноградова К. Л., Константинова И. А.** Памяти Татьяны Владимировны Седовой (1934-2002) 4 181
**Сытин А. К., Грубов В. И., Каратыгин И. В., Журбенко М. П.** Памяти Юрия Павловича Кожевникова (1942—2002) 3 141
**Шустов М. В., Раков Н. С., Масленников А. В.** Памяти Виктора Васильевича Благовещенского (28 I 1917—12 I 2002) 9 156

## Критика и библиография

**Абрамов Н. В.** *О. Г. Баранова.* Местная флора Удмуртии. Анализ, конспект, охрана: учебное пособие. Ижевск, 2002. 199 с. 7 153
**Баранова О. Г.** Библиографический список основных публикаций по флоре Вятско-Камского междуречья за последние 10 лет (с 1993 по 2002 гг.) 10 152
**Беликович А. В.** *Г. В. Гуков.* Чье имя ты носишь, растение? Сто пятьдесят кратких биографий: (Из истории ботанических исследований на Дальнем Востоке). Владивосток: Дальнаука, 2001. 400 с. 9 161
**Борисовская Г. М.** *Р. Крэнг, А. Васильев.* Анатомия растений на компакт-диске (электронный ресурс). Изд-во Мак Гроу-Хилл, 2002 7 147
**Бязров Л. Г.** *D. O. Øvstedal, R. I. Lewis Smith.* Lichens of Antarctica and South Georgia: a guide to their identification and ecology. Cambridge: Cambridge University Press 2001. 411 p. (*Д. О. Овстедал, Р. И. Льюис Смит.* Лишайники Антарктиды и Южной Георгии: руководство по их определению и экологии, Кембридж, 2001. 411 с.) 3 148
**Габриэлян Э. Ц., Файвуш Г. М.** *Kit Tan, G. Iatrou.* Endemic Plants of Greece. The Peloponnese. Kobenhavn. Gads Forlag. 2001. 480 p. (*Кит Тан, Г. Иатроу.* Эндемичные растения Греции. Пелопоннес. Копенгаген, Изд-во Гадс, 2001. 480 с.) 3 151
**Губанов И. А., Павлов В. Н.** *М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков.* Зонтичные (*Umbelliferae*) Киргизии / Под ред. Р. В. Камелина. М.: KMK Scientific Press Ltd., 2002. 286 7 157
**Джеффри Ч.** *А. Н. Сенников.* Библиографический каталог названий *Hieracium* и *Pilosella*, обнародованных финскими авторами // Norrlinia. 2002. Т. 9. С. 1—109 6 153
**Жилин С. Г.** *Цзяо Ю (Ю Цзяо), Ли Ченсень (Чен-Сень Ли).* Папоротники провинции Юньнань (Китай). Пекин, 2001. 238 с. 1 146
**Ишбирдин А. Р., Миркин Б. М., Наумова Л. Г.** *В. Г. Онипченко.* Альпийская растительность Тебердинского заповедника, Северо-Западный Кавказ / Англ. редакция К. Томпсона, 2002. 168 с. 9 163
**Миркин Б. М., Мулдашев А. А., Наумова Л. Г.** *И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров.* Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М., 2002. 526 с. 7 150
**Миркин Б. М., Ямалов С. М.** *А. Д. Булохов.* Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск: Изд. БГУ. 2001. 296 с. 2 136
**Пименов М. Г., Сытин А. К., Клюйков Е. В.** Новые иранские работы в области систематики и флористики 1 149
**Распопов И. М.** *В. Г. Папченков.* Растительный покров водоемов и водотоков Поволжья. Ярославль, 2001 7 155
**Саксонов С. В., Конева Н. В.** *А. А. Солянов.* Флора Пензенской области. Пенза: Изд-во Гос. пед. ин-та. 2001. 310 с. 8 135
**Соломещ А. И., Мартыненко В. Б., Миркин Б. М.** *Н. Ермаков, Дж. Дринг, Дж. Родвелл.* Классификация континентальных гемибореальных лесов Северной Азии // Braun-Blanquetia. 2000. Т. 28. С. 1—131 8 132

### Хроника

**Антипова Е. М.** Чтения памяти Л. М. Черепнина и III Всероссийская научная конференция «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока», посвященная 95-летию со дня рождения Л. М. Черепнина (Красноярск, 23—26 апреля 2001 г.) . . 4 186
**Гончаров А. А., Гончарова С. Б.** IV Международный симпозиум «Биология и таксономия зеленых водорослей» (Смоленице, Словакия, 24—28 июня 2002) . . . . . . . . . . . . 9 166
**Егорова Т. В., Жуковский В. В.** О 52-м съезде Польского Ботанического общества (23—28 сентября 2001 г., Познань, Польша) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1 154
**Кузьмичев А. И.** О Пятой Международной конференции по урбанофлорам малых городов 8 144
**Лукницкая А. Ф.** II Всероссийская альгологическая конференция (22—25 октября 2002 г., С.-Петербург). . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 7 160
**Потемкин А. Д.** Международное совещание «Проблемы бриологии на рубеже веков», посвященное 90-летию со дня рождения Р. Н. Шлякова и И. И. Абрамова (Санкт-Петербург, 4—6 ноября, 2002) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8 139
**Сытин А. К., Гельтман Д. В.** Конференция «Петербургская ботаника к трехсотлетию города» (Ботанический институт им. В. О. Комарова РАН. Санкт-Петербург, 2 июня 2003 г.) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 12 126

### В Русском ботаническом обществе

**Манько Ю. И., Верхолат В. П.** Приморское отделение Русского ботанического общества в 2002 году. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8 147
**Шлотгауэр С. Д.** В Хабаровском отделении Русского ботанического общества . . . . . . . 7 163
**Указатель новых названий растений (№ с.).** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1 : 145, . . . . . . . . 2 : 139, 4 : 190, 5 : 176, 6 : 156, 7 : 166, 9 : 127, 10 : 160, 11 : 144, 12 : 128
**Правила для авторов** . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2 140
. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8 150

## ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ В БОТАНИЧЕСКОМ ЖУРНАЛЕ ЗА 2003 г.

| Том | № | Стр. | Строка | Напечатано | Следует читать |
|---|---|---|---|---|---|
| 88 | 2 | 98 | 15-я сверху | Rhytotax. | Phytotax. |
| 88 | 8 | 160 | 2-я сверху | популярный семинар | популяционный семинар |
| 88 | 10 | 4-я полоса обложки (Содержание) | ст.: Муратова и др. | стр. 142 | стр. 137 |

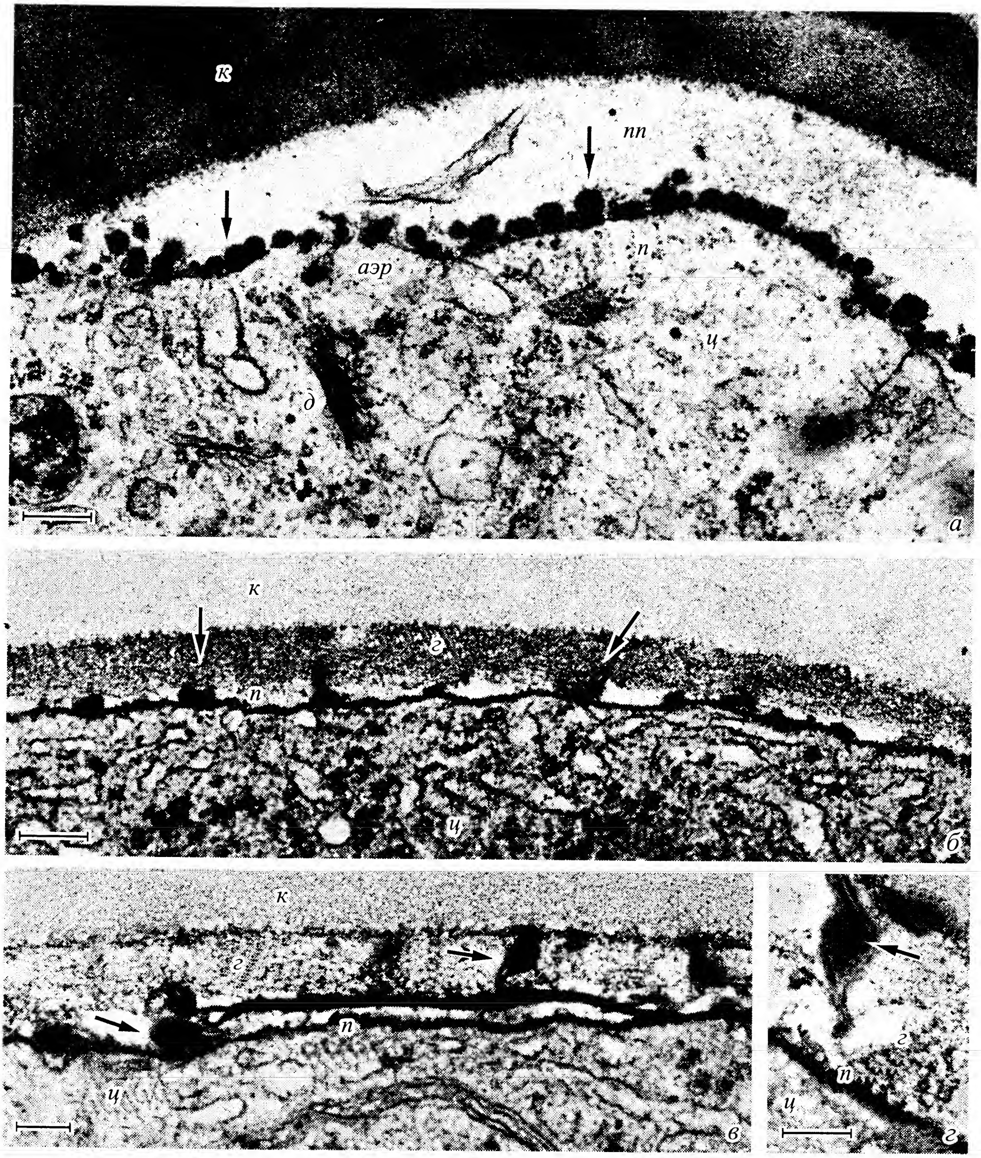


Таблица I. Липоидные глобулы на поверхности плазмалеммы на ранней тетрадной стадии микроспор *Stangeria eriopus* (*а*) и средней тетрадной стадии *Nymphaea colorata* (*б—г*).

*а* — скопление липоидных глобул (стрелки) на поверхности плазмалеммы; *б—г* — липоидные глобулы в толще гликокаликса (стрелки), ассоциированные с элементарными единицами экзины — тафтами, большинство из которых направлены радиально. *аэр* — трубки агранулярного эндоплазматического ретикулума, *г* — гликокаликс, *д* — диктиосома, *к* — каллоза, *п* — плазмалемма микроспоры, *пп* — периплазматическое пространство, *ц* — цитоплазма микроспоры. Масштабная линейка: *а* — 0.3 мкм; *б* — 0.2 мкм; *в—г* — 0.1 мкм.

*К с. 15*

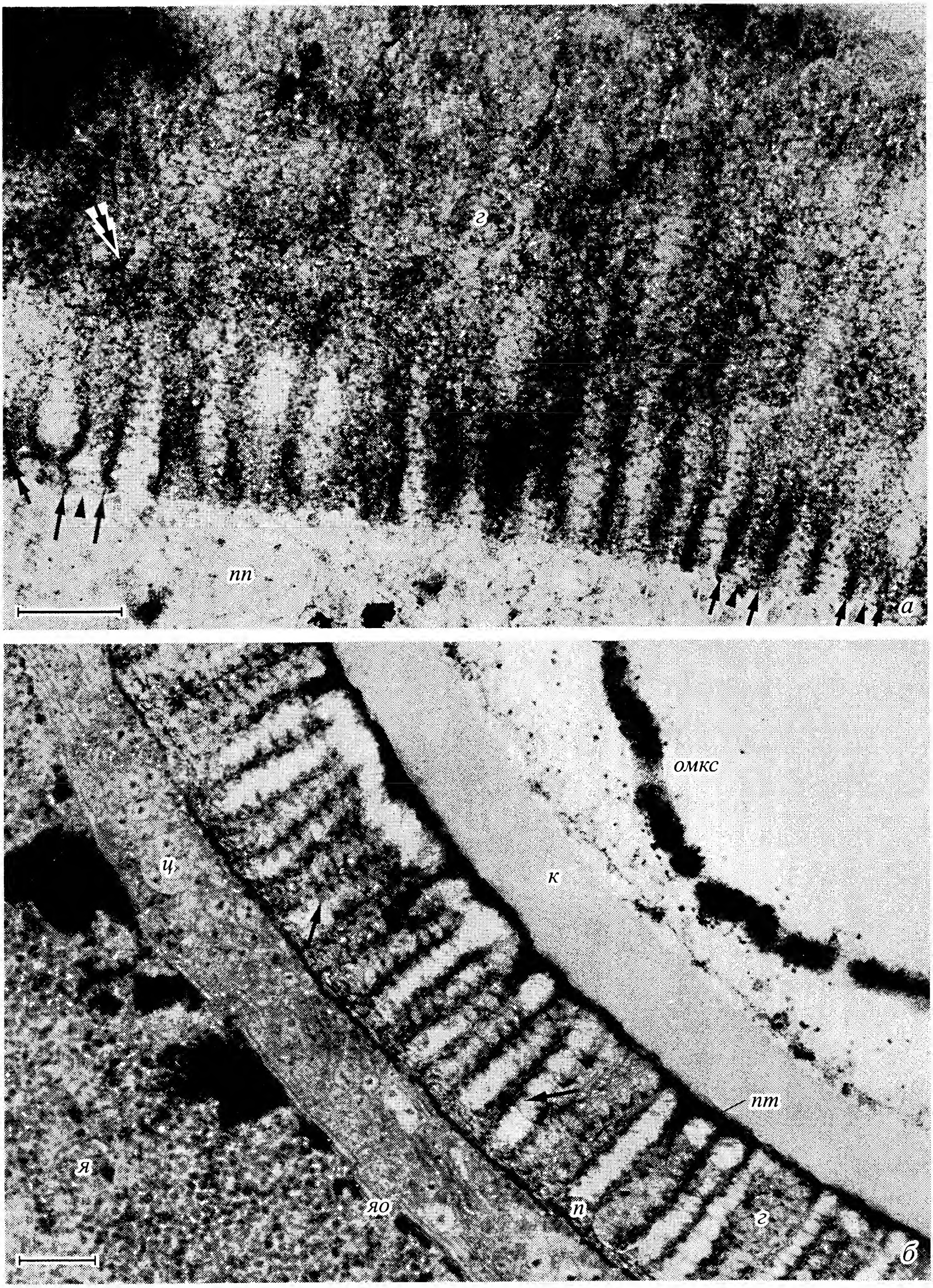


Таблица II. Спорополленин-акцепторные частицы и аккумулированные на них микроглобулы спорополленина на стенках тафтов гликокаликса у ранней тетрадной микроспоры *Stangeria eriopus* (*а*) и у средней тетрадной микроспоры *Encephalartos altensteinii* (*б*).

*а* — фрагмент мощного слоя гликокаликса, состоящего из тесно сближенных цилиндрических тафтов, нижняя часть которых видна в продольном сечении. Показаны центральные (головки стрелок) и оплетающие (стрелки) элементы тафтов. На стенках тафтов видны микроглобулы спорополленина 6—24 нм диам., аккумулированные на спорополленин-акцепторных частицах (двойные головки стрелок); *б* — четко видны цилиндрические единицы гликокаликса — тафты, являющиеся основой для формирования будущих удлиненных ячей. На поверхности тафтов выявляются осмиофильные округлые микрочастицы — спорополленин-акцепторные частицы (стрелки). *омкс* — оболочка материнской клетки спор, *пт* — протектум, *я* — ядро, *яо* — ядерная оболочка. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *а* — 0.25 мкм, *б* — 0.2 мкм.

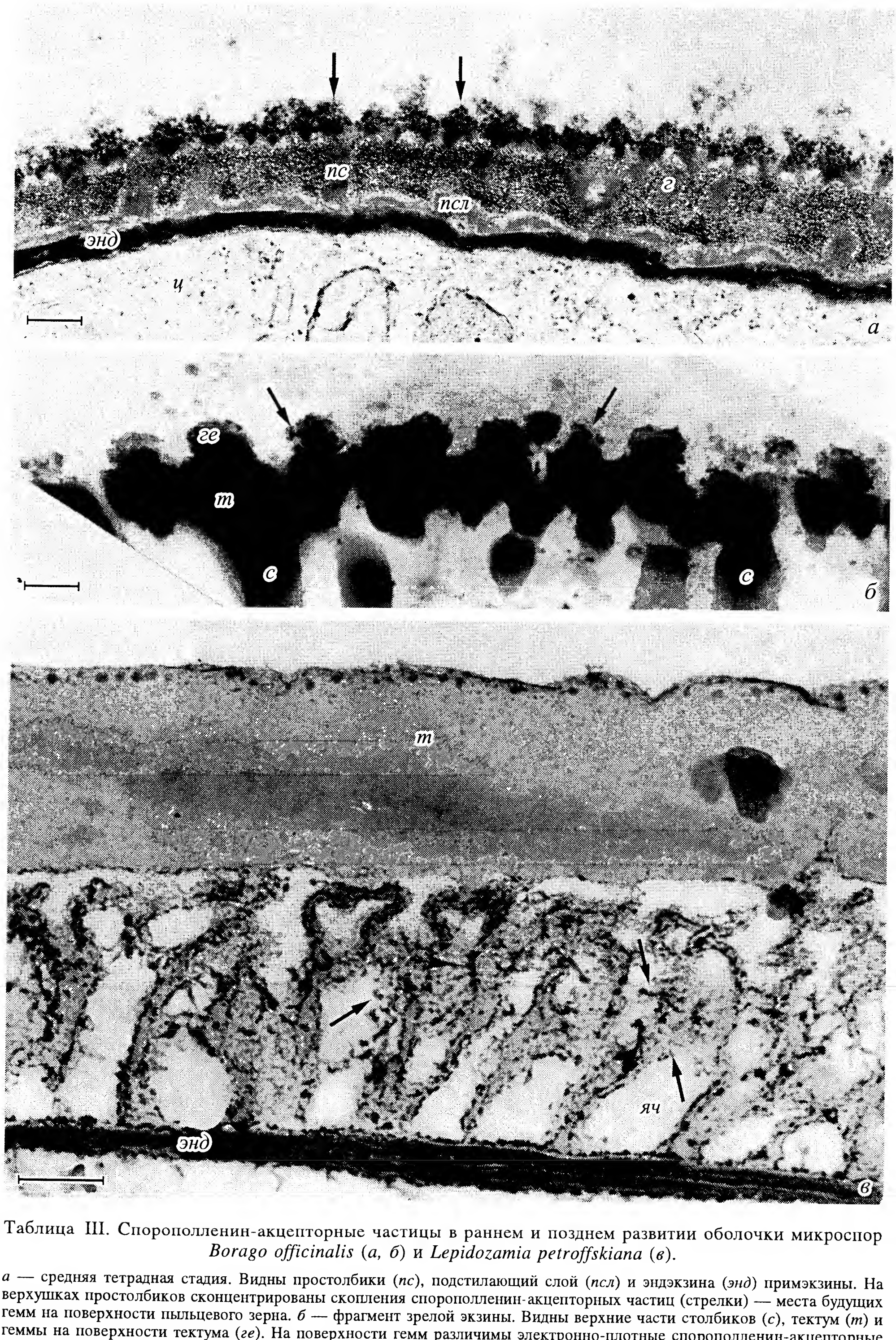


Таблица III. Спорополленин-акцепторные частицы в раннем и позднем развитии оболочки микроспор *Borago officinalis* (*а*, *б*) и *Lepidozamia petroffskiana* (*в*).

*а* — средняя тетрадная стадия. Видны простолбики (*пс*), подстилающий слой (*псл*) и эндэкзина (*энд*) примэкзины. На верхушках простолбиков сконцентрированы скопления спорополленин-акцепторных частиц (стрелки) — места будущих гемм на поверхности пыльцевого зерна. *б* — фрагмент зрелой экзины. Видны верхние части столбиков (*с*), тектум (*т*) и геммы на поверхности тектума (*ге*). На поверхности гемм различимы электронно-плотные спорополленин-акцепторные частицы (стрелки). *в* — зрелая экзина, подвергнутая после ацетолиза окислительному воздействию перманганата калия в течение 3 ч. На поверхности ячей эктэкзины (*яч*) видны электронно-плотные спорополленин-акцепторные частицы (стрелки). Остальные обозначения те же, что и в табл. I и II. Масштабная линейка: *а* — 0.25 мкм, *б* — 0.05 мкм, *в* — 0.25 мкм.

*К с. 16*

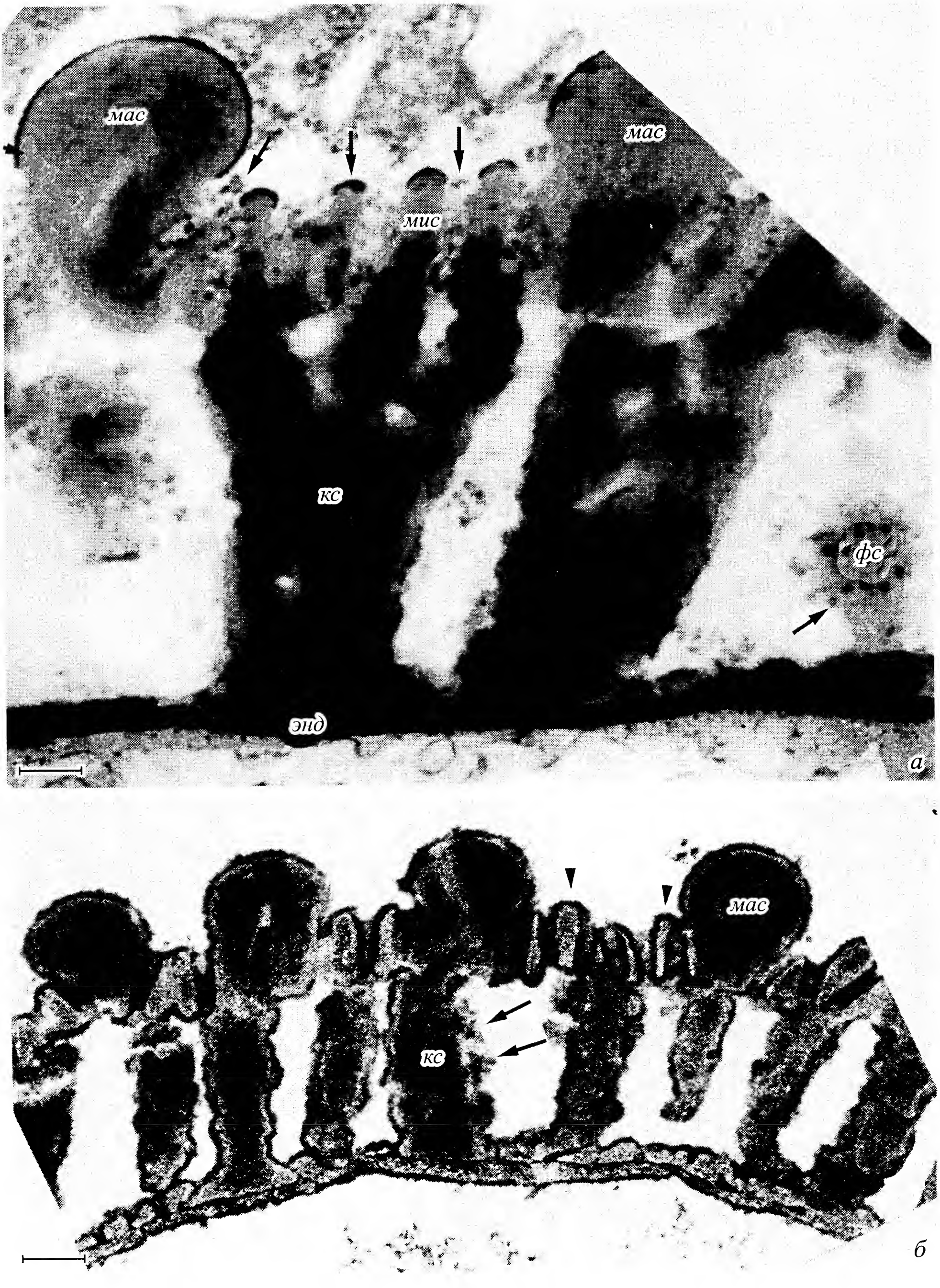


Таблица IV. Спорополленин-акцепторные частицы, выявляемые в ходе развития (*а*) и в результате разрушения зрелой экзины (*б*) *Cabomba aquatica.*

*а* — свободная микроспора. Видны комплексные столбики (*кс*), подстилающий слой, эндэкзина, макроструи (*мас*) и микроструи (*мис*) тектума в поперечном сечении. Между струями, а также на поверхности горбушечного среза столбика (*фс*) и на закругленной поверхности струй видны электронно-плотные спорополленин-акцепторные частицы (стрелки), часть их открепилась в процессе препарации материала; *б* — зрелая экзина, подвергнутая окислительному воздействию перманганата калия в течение 3 ч. На поверхности комплексных колумелл видны скопления электронно-плотных спорополленин-акцепторных частиц (стрелки). Центральная часть тафтов, составляющих микроструи, просветлена вследствие разрушения рецепторо-независимого спорополленина, входящего в состав сердцевинных элементов тафтов (головки стрелок). Остальные обозначения те же, что и в табл. I—III. Масштабная линейка: *а* — 0.12 мкм, *б* — 0.3 мкм.

# CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003. VOL. 88. N 12) Page

**Gorshkova T. A., Ageeva M. V., Salnikov V. V., Pavlencheva N. V., Snegireva A. V., Chernova T. E., Chemikosova S. B.** Stages of bast fiber formation in *Linum usitatissimum* (*Linaceae*) . . . . . 1
**Gabarayeva N. I.** The development of exine. II. Sporopollenin. Determination of exine pattern . . . . . 12
**Shamrov I. I., Anisimova G. M.** Stages of structural-functional reorganization during ovule and seed development . . . . . 21
COMMUNICATIONS . . . . . 46
**Derzhavina N. M., Silantieva L. A.** Some anatomic and morphological peculiarities of *Asplenium* species (*Aspleniaceae*) in relation to their ecology . . . . . 46
**Mikhailova M. A., Borisovskaya G. M., Khodorova N. V.** The pericarp structure in the genus *Corydalis* (*Fumariaceae*) . . . . . 59
**Bykov O. D.** Photosynthesis and $CO_2$ dark fixation in the Barents Sea littoral macro algae in conditions of polar night . . . . . 68
**Kryshen A. M.** Structure of small-reed clear-cutting community. 2. Interactions of dominants . 73
SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA . . . . . 84
**Knyazev M. S.** Two new *Galium* (*Rubiaceae*) species of the *Galium glaucum* affinity . . . . 84
FLORISTIC FINDINGS . . . . . 90
**Budaeva S. E., Kharpukhaeva T. M.** New records of lichens in Buryatia . . . . . 90
COLLECTIONS . . . . . 93
**Fedoronchuk N. M., Shevera M. V., Krytzka L. I.** Collection of types of the family *Fabaceae* s. l. species in the Herbarium of N. G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine (KW) . . . . . 93
PROTECTION OF PLANT WORLD . . . . . 109
**Alexeeva N. B.** Conservation of species of the genus *Iris* (*Iridaceae*) in Russia . . . . . 109
JUBILEES AND MEMORIAL DATES . . . . . 120
**Baranova O. G.** Viktor Vasilievich Tuganaev (on 40 years of his scientific, pedagogical and social activity) . . . . . 120
CHRONICLES . . . . . 126
**Sytin A. K., Geltman D. V.** The conference «Botany of St. Petersburg for a celebration of the tercentenary of the city» (Komarov Botanical Institute, 2 June 2003) . . . . . 126
**Index of new plant names** . . . . . 128
**Author index to volume 88 (2003)** . . . . . 129

Индекс
70056

# СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2003. Т. 88. № 12) Стр.

**Горшкова Т. А., Агеева М. В., Сальников В. В., Павленчева Н. В., Снегирева А. В., Чернова Т. Е., Чемикосова С. Б.** Стадии формирования лубяных волокон *Linum usitatissimum* (*Linaceae*) . . . . . 1
**Габараева Н. И.** Развитие экзины. II. Спорополленин. Детерминация рисунка экзины . . . . . 12
**Шамров И. И., Анисимова Г. М.** Стадии структурно-функциональной перестройки при развитии семязачатка и семени . . . . . 21
СООБЩЕНИЯ . . . . . 46
**Державина Н. М., Силантьева Л. А.** Некоторые анатомо-морфологические особенности видов рода *Asplenium* (*Aspleniaceae*) в связи с их экологией . . . . . 46
**Михайлова М. А., Борисовская Г. М., Ходорова Н. В.** Строение перикарпия у видов рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) . . . . . 59
**Быков О. Д.** Фотосинтез и темновая фиксация $CO_2$ литоральных макроводорослей Баренцева моря в условиях полярной ночи . . . . . 68
**Крышень А. М.** Структура растительного сообщества вейниковой вырубки. 2. Взаимоотношения доминантов . . . . . 73
СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . . 84
**Князев М. С.** Два новых вида *Galium* (*Rubiaceae*) родства *Galium glaucum* . . . . . 84
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . . . 90
**Будаева С. Э., Харпухаева Т. М.** Новые находки лишайников в Бурятии . . . . . 90
КОЛЛЕКЦИИ . . . . . 93
**Федорончук Н. М., Шевера М. В., Крицкая Л. И.** Коллекция типов видов семейства *Fabaceae* s. l. в Гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (KW) . . . . . 93
ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА . . . . . 109
**Алексеева Н. Б.** Охрана видов рода *Iris* (*Iridaceae*) на территории России . . . . . 109
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . . . 120
**Баранова О. Г.** Виктор Васильевич Туганаев (к 40-летию научной, педагогической и общественной деятельности) . . . . . 120
ХРОНИКА . . . . . 126
**Сытин А. К., Гельтман Д. В.** Конференция «Петербургская ботаника к трехсотлетию города» (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 2 июня 2003 г.) . . . . . 126
**Указатель новых названий растений** . . . . . 128
**Авторский указатель тома 88 (2003)** . . . . . 129

*ISSN 0006–8136 Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 12. 1—136*